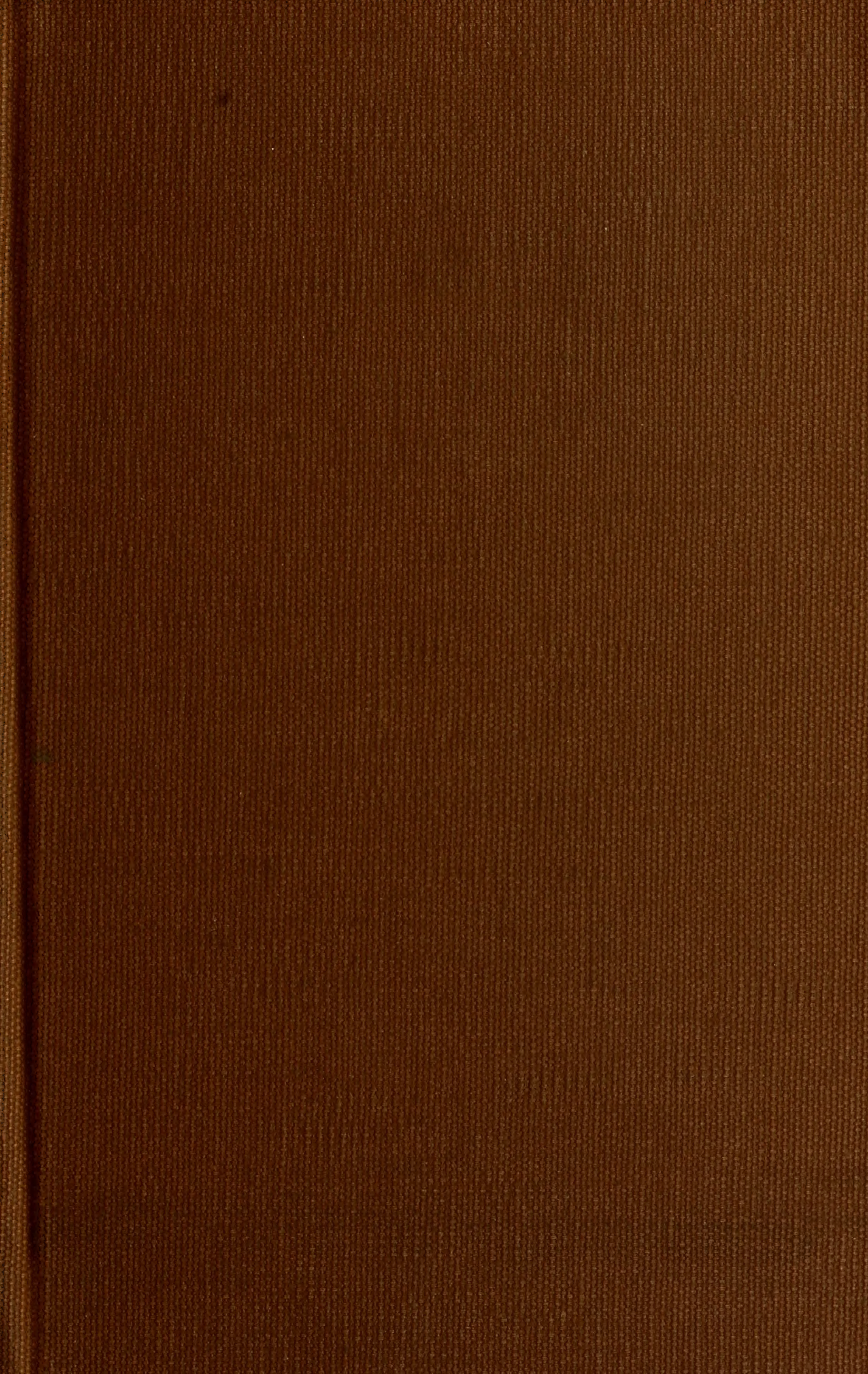


Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Sechsundvierzigster Band.

Neue Folge, Neununddreissigster Band.

Mit 3 Kurven, 35 Tafeln und 201 Abbildungen im Texte.





Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1910.

Inhalt.

…AISCHE ZEITSCHRIFT
…R NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT
ZU JENA

SECHSUNDVIERZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, ACHTUNDDREISSIGSTER BAND

ERSTES HEFT

MIT 12 TAFELN UND 71 FIGUREN IM TEXT

Inhalt:

PREIS: 27 MARK.



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1910

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 8. April 1910.

Die natürlichen Schutzmittel der Rinden unserer einheimischen Holzgewächse gegen Beschädigungen durch die im Walde lebenden Säugetiere.

Von

Arnold Räuber, Jena.

Einleitung.

Wer einmal den Thüringer Wald oder den Harz durchwandert hat, dem sind gewiß unter den Fichtenbeständen manche durch das eigentümliche Aussehen der Stämme aufgefallen. Etwa in Brusthöhe zeigen die Stämme in der Rinde lange Rinnen, welche in der Regel bis auf den Splint gehen und meist in senkrechter Richtung verlaufen. An anderen Bäumen finden sich in derselben Höhe häßliche, schwarze Flecke; der Querschnitt des Stammes ist an der betreffenden Stelle unregelmäßig, da der Zuwachs daselbst infolge der Verletzung bezw. Entfernung der Rinde ausgeblieben ist. Am Rande des Fleckes ist die Rinde besonders stark entwickelt; der Baum hat Anstrengungen gemacht, die Wunde zu überwallen. Nach sturmreichen Tagen sieht man in derartigen Beständen besonders viele Bäume am Boden liegen; die Bruchstelle ist meist in der Höhe alter Wunden oder wenig darüber, denn das Holz ist an der betreffenden Stelle morsch gewesen.

Nun muß es auffallen, daß Bäume mit derartigen Beschädigungen sich fast ausschließlich in den eingehegten, d. h. mit Wildzäunen umgebenen Beständen finden, wo der Spaziergänger auch oft durch den Anblick eines Rudels Hirsche erfreut wird. Die Höhe der Beschädigungen und die Zahnspuren in der Rinde weisen auch für denjenigen, der den Akt der Beschädigung nie selbst beobachtet hat, unzweideutig darauf hin, daß nur Hirsche die Täter gewesen sein konnten. Der Forstmann hat für diese Art der Rindenbeschädigung den Ausdruck „Schälen“. Das Schälen

durch Rotwild ist die im Gebirge am meisten auffallende Rindenbeschädigung. Im Hügellande, besonders in den Sand- und Kalkgebieten, herrscht eine andere Art von Schälbeschädigung vor, deren Urheber die im Walde hausenden Nager, vor allem Kaninchen und Hase sind. Sie findet sich meist an Stockausschlägen und jungen Pflanzen und erreicht, falls sie nicht durch Tiere von gutem Klettervermögen ausgeführt ist, gewöhnlich nur eine Höhe von einem Meter über dem Erdboden. Im Tieflande endlich, in den wenigen Revieren, wo noch Elche gehegt werden, haben die dort vorkommenden Holzarten auch unter dem Schälen dieser Tiere meist in hervorragendem Maße zu leiden.

Schälbeschädigungen durch Rehe finden nicht statt; wenigstens wird man das in besonders harten Wintern vorkommende Beäsen des am Boden liegenden Reisigs durch diese Tiere kaum zu den Schälschäden rechnen. Dafür macht sich aber das Rehwild durch eine andere, äußerst empfindliche Beschädigungsart bemerkbar, welche der Forstmann als „Verbiß“ bezeichnet. Sie besteht in dem Abbeißen und Verzehren von Knospen und Trieben und ist die Ursache zur Bildung der sogenannten Kollerbüsche, wie man die kegelförmigen, zwerghaften Bäumchen nennt, welche den Eindruck machen, als würden sie beständig unter der Schere gehalten. Aber auch Elche, Rotwild, Hasen und Kaninchen schaden dem Walde in erheblichem Maße durch Verbiß. Allen diesen Tieren kommt es dabei wohl hauptsächlich auf den Genuß der an jungen Trieben besonders zarten Rinde an.

Eine andere Art der Baumbeschädigung verüben einige Nager dadurch, daß sie ganze Pflanzen abschneiden. Während Hasen, Kaninchen und die einheimischen Mäuse meist nur junge Pflanzen durchnagen, fällt der Biber starke Stämme, um sie zum Zwecke des Rindengenusses zu schälen und zum Bau seiner Wasserburgen und Dämme zu verwenden.

Oft findet man im Walde junge Stämmchen, welche in der Nähe des Bodens ringsum von Rinde entblößt sind, ohne jedoch Zahnspuren aufzuweisen. Die Täter waren in diesem Falle nicht etwa Nager, sondern Rehböcke, welche zur Entfernung des Bastes am Geweih den Baum „gefegt“ haben. Außerdem „schlägt“ der Rehbock zur Brunstzeit sowie vor Abwurf des Gehörns an Stangen. Das Schlagen geschieht im Sommer meist aus Mutwillen. Auch die Hirsche und Elche schlagen und fegen, nur erfolgt die Beschädigung in größerer Höhe und an etwas stärkeren Stämmen. Beim Fegen wird das Stämmchen in einen Geweihwinkel gefaßt

und die Rinde in der Regel gleichzeitig an zwei Seiten bis auf den Splint abgescheuert. Nach Hess werden vom Rotwild die abgefegten Rindenstränge teils verzehrt, teils in den Boden getreten. Da nur die männlichen Tiere fegen und schlagen, so wird eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Bäumen getroffen; jedoch gehen dieselben gewöhnlich ein, da die Verletzungen meist rings um den Stamm gehen und länger sind als Schälwunden.

Der Merkwürdigkeit halber sei noch eine Rindenbeschädigung erwähnt, welche jedoch keine forstliche Bedeutung hat. Sie geschieht durch den braunen Bären und besteht darin, daß die Tiere derbe Schrammen durch Rinde und Holz von Fichten und anderen Nadelbäumen beißen und außerdem noch die betreffenden Stellen mit den Krallen der Vorderpranken bearbeiten.

Große Bedeutung haben die genannten Beschädigungen für den Forstmann, da durch sie der Ertrag eines Waldbestandes erheblich vermindert werden kann. Die vom Rotwild geschälten Stämme werden wenigstens am Stockende, d. h. auf 2—3 m und darüber, zu Nutzholz untauglich. Geht die Beschädigung rings um den Stamm, so sterben die Bäume unfehlbar ab. Es ist festgestellt worden, daß von geschälten Fichtenstangen 70 Proz. an Rotfäule erkrankten. Sekundäre Nachteile des Schälens sind Bruch bei Sturm, Eis- und Schneeauflagerung, sowie Insektenfraß. Schon eine dieser Kalamitäten kann durch ihr Eintreten zum frühzeitigen Abtriebe des betroffenen Bestandes zwingen. Auch die Mäuse richten durch Schälen der Rinde und Durchnagen kleiner Bäumchen oft außerordentlichen Schaden an. Hess schreibt, daß in mäusereichen Wintern Tausende von Hektaren, die mit jungen Pflanzen bestockt waren, von den Feldmäusen und Erdmäusen vernichtet worden sind.

Seit einer Reihe von Jahrzehnten sind deshalb die Forstleute eifrig bemüht, den Schaden, der dem Walde durch die genannten Tiere zugefügt wird, nach Möglichkeit zu mindern. So ist das Elchwild im Revier Skallischen (Regierungsbezirk Gumbinnen) seit 1845 gänzlich ausgerottet, da man die Erfahrung gemacht hat, daß ein irgend erheblicher Elchwildstand mit einer geregelten Forstwirtschaft gänzlich unvereinbar ist. Das Schälen des Rotwilds hat man durch Mittel verschiedenster Art einzuschränken versucht; doch hat sich bis jetzt außer dem teuren Umkleiden der Stammenden mit Drahtgeflecht kein sicheres Mittel gegen diese Beschädigung gefunden.

Daß nicht nur Hunger der Grund zum Schälen des Rotwilds

1*

sein kann, geht schon daraus hervor, daß auch in den Sommermonaten, bei bester Aesung, sowie in unmittelbarer Nähe von Futterplätzen geschält wird. Die Erfahrung, daß Elche in der Gefangenschaft regelmäßig eingingen, solange man sie nicht zum großen Teil mit gerbstoffhaltiger Rinde fütterte, wird wohl die Veranlassung dazu gegeben haben, dem Rotwild gerbstoffhaltige Ersatzmittel zu bieten, um es vom Schälen abzuhalten. Durch Beigabe pulverisierter Galläpfel und ähnlicher Rindensurrogate zu den Salzlecken hat man in der Tat erreicht, daß Fichten und Tannen nicht mehr geschält wurden, wodurch der Beweis erbracht wurde, daß Rotwild und Elche die Rinden hauptsächlich um ihres Gerbstoffgehaltes willen angehen. Auch die in unseren Koniferen vorkommenden Harze und nicht zuletzt die im Winter in den Rinden aufgespeicherten Mengen Zucker tragen zum Schälen der Hirsche und Elche bei. Man nimmt an, daß diese Stoffe die Verdauung günstig beeinflussen.

Interessant ist die Tatsache, daß in vielen Revieren das Rotwild erst seit Mitte des vorigen Jahrhunderts in erheblichem Maße schält. Es hängt dies mit der Einhegung der Rotwildbestände und der durch die veränderten waldbaulichen Verhältnisse bedingten, unnatürlichen Ernährungsweise des Wildes zusammen. Hess schreibt darüber: „Die neuere, immer intensiver gewordene Wirtschaft mit ihren großen, geschlossenen Beständen, frühzeitigen Ausjätungen und Durchforstungen hat ohne Zweifel das Schälen unterstützt und gefördert, weil durch alle diese Maßregeln dem Wilde die natürliche Nahrung (Gräser, Kräuter, Weichhölzer etc.) geschmälert worden ist. Die Absperrung der Felder hat diesen Zustand verschärft.“ Die starke Vermehrung des Wildes infolge Schonung und Fütterung sowie Vertilgung der Feinde mußte den Mangel an Nahrung naturgemäß vergrößern. In einem langen, kalten und schneereichen Winter hat das Wild aus Hunger an irgendeiner Stelle zu schälen angefangen. Mit beginnendem Frühling kann das Schälen wieder aufhören und vom Wilde vergessen werden. Hat aber bereits eine größere Anzahl von Tieren diese Gewohnheit angenommen, so schält bald der ganze Wildbestand, und die Beschädigung kann, wenn auch nicht in demselben Grade, so doch zu jeder Jahreszeit und bei bester Fütterung fortgesetzt werden.

Die prozentische Verteilung der Schälwunden war in den 3 Jahren von Anfang September 1867 bis Ende August 1870 nach Aufzeichnungen in den Gräflich Thun-Hohensteinschen Forsten

der Domäne Tetschen in Böhmen für die verschiedenen Monate folgende[1]:

September	3	Proz.	März	17	Proz.
Oktober	2	„	April	16	„
November	6	„	Mai	7	„
Dezember	8	„	Juni	5	„
Januar	11	„	Juli	5	„
Februar	13	„	August	7	„

Wenn aus der Tatsache der Sommerschälung hervorgeht, daß beim Rotwild oft nur Mutwille, üble Angewohnheit und Naschhaftigkeit die Beschädigung veranlassen, so kann es andererseits nicht verwundern, daß das Wild bei der Auswahl seiner Holz- und Rindennahrung stets etwas Launenhaftes, Ungesetzmäßiges zeigt. So hat man, wie NÖRDLINGER berichtet, in Gegenden, wo die Tanne im Gemisch mit der Fichte steht, die Beobachtung gemacht, daß in einem Jahre vorzugsweise diese, in einem anderen mit Vorliebe jene Holzart geschält wurde.

Indessen fällt es auf, daß manche Baumarten, z. B. die Birke, fast gänzlich vom Schälschaden verschont bleiben, andere in mäßigem Grade zu leiden haben, während an einigen Holzarten, wie an der Fichte, die Schälbeschädigung derart häufig werden kann, daß man, was ALTUM vom Harz berichtet, in manchen Gegenden auf mehrere Stunden Wegs kaum einen verschont gebliebenen Stamm zu finden vermag. Auch unsere Nager schälen und durchnagen nicht alle Holzarten in gleichem Maße, und dasselbe gilt für Verbiß, Fegen und Schlagen. Hauptaufgabe der vorliegenden Arbeit soll es sein, die Gründe zu erörtern, aus denen sich das ungleiche Verhalten des Wildes den einzelnen Holzarten gegenüber erklärt.

Zur Lösung dieser Aufgabe muß zunächst festgestellt werden, in welchem Grade die verschiedenen Bäume und Sträucher den genannten Beschädigungen ausgesetzt sind. Sodann gilt es, diese Tatsachen in Beziehung zu bringen einerseits zur anatomischen und chemischen Beschaffenheit der Rinden, andererseits zur Lebensweise der in Betracht kommenden Tiere unter besonderer Berücksichtigung des Baus ihres Gebisses. In vielen Fällen wird sich auf diese Weise leicht ermitteln lassen, welche Eigentümlichkeit der Rinde den Grund für ihr Verschontbleiben bildet. Wir können dann die betreffende Eigenschaft als eine Schutzeinrichtung be-

1) Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen, Bd. IV, 1872, p. 149.

zeichnen. Schwieriger schon ist die Frage nach dem Grade und der Art und Weise der Wirkung eines Schutzmittels zu beantworten. Hierüber geben uns in vielen Fällen vergleichende Fütterungsversuche und geeignete Messungen am ehesten Aufschluß und werden deshalb auch so weit als möglich in Anwendung kommen.

Was unsere Ansicht über die Entstehung der Schutzmittel betrifft, so können wir wohl getrost der Mehrzahl der heutigen Naturforscher beistimmen, welche dieselben als Züchtungsprodukte der jetzt oder früher existierenden Tierwelt ansehen. Da sich jedoch andererseits die Tiere, welche zeitweise oder während des ganzen Jahres in ihrer Nahrung auf Holzgewächse angewiesen sind, wiederum deren Eigenschaften angepaßt haben, so mußten alle infolge ihres Standorts und der Beschaffenheit ihrer Rinde dem Tierfraß stark ausgesetzten Bäume und Sträucher Einrichtungen ausbilden, welche sie befähigen, trotzdem ihre Existenz zu behaupten. Von diesen Einrichtungen wird am Schluß meiner Arbeit die Rede sein, nachdem zuvor der Zusammenhang zwischen dem Verbreitungsgebiet der Pflanzen und Tiere und dem Auftreten von Rindenschutzmitteln erörtert worden ist.

I. Zusammenstellung unserer einheimischen Holzarten mit Angabe des Grades und der Art der Beschädigung, sowie der beschädigenden Tierform.

Wie in der Einleitung bereits betont wurde, sind die aufgezählten Baumbeschädigungen für die Forstwirtschaft von allergrößter Bedeutung, und es finden sich infolgedessen auch die meisten Angaben darüber in Lehrbüchern, Abhandlungen und Zeitschriften, die für den Studierenden der Forstwissenschaft und den in der Praxis stehenden Forstmann bestimmt sind. Verschiedene Autoren haben nach eigenen Beobachtungen und amtlichen Berichten aus zahlreichen Revieren Zusammenstellungen gegeben, in denen nicht nur die angegangenen Holzarten und die als Täter ermittelten Tiere, sondern auch der Grad, in dem die verschiedenen Hölzer zu leiden hatten, mitgeteilt sind.

Als forstschädlich in der genannten Hinsicht kommen bei uns hauptsächlich folgende Tiere in Betracht:

Elchwild, Alces palmatus.
Rotwild, Cervus elaphus.
Rehwild, Cervus capreolus.

Hase, Lepus europaeus.
Kaninchen, Lepus cuniculus.
Biber, Castor fiber.
Wühlmaus, Arvicola amphibius.
Feldmaus, „ arvalis.
Erdmaus, „ agrestis.
Rötelmaus, „ glareolus.
Eichhörnchen, Sciurus vulgaris.
Bilch, Siebenschläfer, Myoxus glis.
Waldmaus, Mus silvaticus.

Das in manchen Revieren eingeführte Damwild schält selten und dann fast nur in Gemeinschaft mit dem Rotwild, dem es in bezug auf Verbiß, Fegen und Schlagen ziemlich gleicht. Von ihm soll nicht besonders die Rede sein.

Die Angaben über den Grad der verschiedenen Beschädigungsarten widersprechen sich oft bei den einzelnen Autoren. Der Grund dafür ist in der Verschiedenheit der örtlichen Verhältnisse (Zusammensetzung der Holzarten, Altersklassenbestand, Betriebsart, Graswuchs, Art der Fütterung) zu suchen, welche naturgemäß ein ungleiches Verhalten des Wildes bedingt. Aus dem gleichen Grunde ist es auch unmöglich, nach den Berichten über Beschädigungen im Walde für die einzelnen Tierformen und Beschädigungsarten eine Skala von der beliebtesten bis zur unbeliebtesten Holzart aufzustellen. Endlich sind die Berichte der Forstleute nicht vollständig, indem sie forstlich unwichtige Pflanzen, wie die Rosen, den Hartriegel, den wolligen Schneeball, den Sauerdorn, die Brombeeren und Himbeeren ganz unerwähnt lassen, so daß es den Anschein haben könnte, als würden diese Pflanzen vom Wilde gänzlich verschont, was jedoch keineswegs der Fall ist.

Trotz dieser kleinen Mängel stimmen die Berichte der Forstleute doch in den meisten Punkten überein und sind für uns recht wertvoll, zumal ihnen Beobachtungen aus den verschiedensten Gegenden zugrunde liegen. Bevor ich dazu übergehe, die Beschaffenheit der Baumrinde im allgemeinen zu schildern und die den einzelnen Holzarten eigentümlichen Schutzeinrichtungen zu klassifizieren und in ihrer Wirkungsweise zu beleuchten, will ich deshalb eine von mir nach den Angaben verschiedener Lehrbücher und Spezialabhandlungen angefertigte vergleichende Zusammenstellung der geschälten, gefegten und verbissenen Holzarten geben, welche sowohl die verschiedenen Tierformen als auch den Grad der Beschädigung berücksichtigt. Einige Lücken habe ich auf Grund

Holzart	Rotwild	Elchwild	Rehwild	Hase	Kaninchen	Biber	Eichhorn	Bilch	Waldmaus	Rötelmaus	Wühlratte	Feldmaus	Erdmaus
Eibe, Taxus baccata	.	.	△?	▲	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Wachholder, Juniperus comm.	.	.	○?	◭	□▲	.	.	.	.	.	.	.	.
Kiefer, Pinus silvestris	◭○?	□?▲	◭○?	△	□◭	.	■	.	.	#	.	□?	□?
Schwarzkiefer, Pinus austriaca	□	△?	△	.	▲	.	.	.	.	.	.	□?	.
Weymuthskiefer, Pinus strobus	○?	.	◭●	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Lärche, Larix europaea	□△	.	▲●	◭	◭	.	■	#	.	■	.	□	□?
Tanne, Abies pectinata	◭▲	.	▲○?	△	.	.	#	#	.	.	.	.	.
Fichte, Picea excelsa	■◭	△?□?	◭○?	△	◭	.	□	.	.	□?	.	□	□?
Sahlweide, Salix caprea	#◭	△?□?	▲●	△	■	.	#	.	.	□?	.	■	.
Bruchweide, Salix fragilis	.	■▲	.	.	.	■	.	.	.	.	.	.	.
Aspe, Populus tremula	#▲◍	#◭	▲●	▲	■	■	.	.	□?	#	.	.	□?
Pappel, Populus nigra	.	#	.	.	.	■	.	.	.	.	#	.	.
Buche, Fagus silvatica	■▲○?	.	▲	■▲	#	.	■	#	#	#	#	■	■
Eiche, Quercus ped. u. sess.	■▲	△?	▲○	△	#◭	#	#	.	#	.	■	■	■
Birke, Betula alba (verr.)	△	△?	△○	.	.	□?	#	#	.	.	.	.	.
Schwarzerle, Alnus glutinosa	△	■▲●	.	.	□	■	.	.	.	.	□?	.	.
Grauerle, Alnus incana	□	.	△●	.	.	■	.	#	.	.	.	.	□
Haine, Carpinus betulus	#◭	.	▲	▲	■	.	■	#	#	□	.	■	■
Hasel, Corylus avellana	#◭	.	.	△?	#	.	.	#	#	■	#	#	.
Rüster, Ulmus camp. u. mont.	.	.	▲	▲	□	#	.	.	□	.	.	.	.
Sauerdorn, Berberis vulg.	.	.	○?	.	□?	.	.	.	.	.	.	.	.
Birnbaum, Pirus comm.	.	.	.	□△?	□?	.	.	.	.	.	.	.	.
Apfelbaum, Pirus malus	.	.	.	■△?	■	.	.	.	.	.	■	.	.
Kirschbaum, Prunus av. u. cer.	.	.	.	#	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Zwetsche, Prunus domestica	.	.	.	.	□?	.	.	.	.	.	.	.	.
Schlehdorn, Prunus spinosa	.	.	.	.	#	.	.	.	.	.	.	.	.
Weißdorn, Crataegus oxyacantha	.	.	○?	△?	#	.	.	.	.	.	.	.	.
Elsbeere, Sorbus torminalis	.	.	.	■△?	#	.	.	.	.	.	.	.	.
Eberesche, Sorbus aucuparia	◭○?	□?△?	●	.	□	.	.	.	.	.	.	.	.
Rose, Rosa canina etc.	.	.	○?	.	#	.	.	.	.	.	.	.	.
Brombeere, Rubus fructicos.	.	.	.	□	□	.	.	.	.	.	.	.	.

Holzart	Rotwild	Elch-wild	Reh-wild	Hase	Kanin-chen	Biber	Eich-horn	Bilch	Wald-maus	Rötel-maus	Wühl-ratte	Feld-maus	Erd-maus
Himbeere, Rubus idaeus	.	.	.	□	□	.	.	.	.	.	.	.	.
Goldregen, Cytisus laburnum	.	.	.	■⋀	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Robinie, Robinia pseudacacia	.	.	.	●▲	■	.	.	.	.	.	.	.	.
Rosenstrauch, Sarothamnus scop.	.	.	◯?	■⋀	■△?	.	.	.	.	.	.	.	.
Maßholder, Acer campestre	.	.	◯?	■	■	.	□	.	.	.	.	.	.
Bergahorn, Acer pseudoplat.	?#▲◯ (brace for both rows)			#⋀			□						
Spitzahorn, Acer platanoides		△?	▲	#	#	.		.	#	.	.	.	#
Pfaffenhütchen, Evonymus eur.	.	.	◯?	.	#	.	.	.	.	■	.	.	.
Roßkastanie, Aesculus hippoc.	◯	.	.	.	■	.	.	.	.	.	.	.	.
Faulbaum, Rhamnus frang.	.	.	●	.	■	.	.	.	.	#	.	.	.
Linde, Tilia ulmif. u. platyph.	●	△?	●	□	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Hartriegel, Cornus sanguin.	.	.	.	.	□	.	.	.	.	.	.	.	.
Cornelkirsche, Cornus mas	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Rainweide, Ligustrum vulg.	.	.	.	.	□	.	.	.	.	.	.	.	.
Esche, Fraxinus excelsior	#▲	■△?	▲●	▲	■▲	■	.	.	■	■	■	■	■
Schwarzer Holunder, Sambucus nigr.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	■	.	.	.
Roter Holunder, Sambucus rac.	.	.	◐	.	.	.	.	.	.	□	.	.	.
Gem. Schneeball, Viburnum op.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Wolliger Schneeb., Vib. lantana	.	.	.	#	#	.	.	.	.	.	.	.	.
Heckenkirsche, Lonicera xylost.	.	.	.	.	□	.	.	.	.	.	.	.	.
Waldrebe, Clematis vitalba	.	.	.	.	□	.	.	.	.	.	.	.	.
Traubenkirsche, Prunus padus	.	.	.	.	□	.	.	.	.	.	.	.	.
Bocksdorn, Lycium barbarum	.	.	.	.	□	.	.	.	.	.	.	.	.

Fegen und Schlagen: ◯ in schwachem Grade, ◐ in mittlerem Grade, ● in starkem Grade, ◯? in nicht genau bestimmtem Grade.
Verbiß: △ „ „ „ ⋀ „ „ „ ▲ „ „ „ △? „ „ „ „ „
Schälen: □ „ „ „ # „ „ „ ■ „ „ „ □? „ „ „ „ „

Beim Biber und den Mäusen findet vor dem Schälen der Rinde meist das Abschneiden der ganzen Pflanze statt. Die Vierecke bezeichnen bei diesen Tieren beide Beschädigungsarten.

eigener Beobachtungen ergänzt und einander widersprechende Angaben in Einklang zu bringen versucht. Durch die tabellarische Anordnung glaube ich die Uebersicht wesentlich erleichtert zu haben. Leider fehlten zuweilen den meiner Tabelle zugrunde liegenden Berichten genaue Angaben über den Grad und die Art der Beschädigungen, sowie auch über die in Betracht kommenden Baumspecies (Ahorne); doch handelt es sich dabei zumeist um weniger wichtige Fälle der Baumbeschädigung.

II. Abhängigkeit der Zahl der angegangenen Holzpflanzen und der Form ihrer Beschädigung von dem Aufenthaltsort der betreffenden Tiere und dem Bau ihres Gebisses.

Ein Blick auf die Tabelle zeigt sofort, daß einzelne Holzgewächse, wie Esche, Buche und Haine, in hervorragendem Maße von fast allen aufgezählten Tierarten zu leiden haben, und ferner, daß gewisse Tiere für eine bestimmte Holzart oder Familie ganz besondere Vorliebe besitzen, was beispielsweise für die Hasen und Kaninchen den Schmetterlingsblütlern gegenüber gilt. Endlich geht aus der Zusammenstellung mit Deutlichkeit hervor, daß Hase und Kaninchen eine weit größere Anzahl von Holzarten schälend angreifen als Elche und Rotwild.

Die Gründe für die zuletzt genannte Erscheinung sind im wesentlichen folgende: Die vom Rotwild bewohnten Wälder haben unter der Hand des Forstmannes ein gleichmäßiges Gepräge bekommen, da sie vielfach aus Anpflanzung hervorgegangen sind, mithin forstlich geringwertige oder für die betreffende Lage weniger geeignete Holzarten kaum aufzuweisen haben. In den Niederungen und Brüchen, wo der Elch seinen Stand hat, ist die Zahl der Holzarten infolge der tiefen Lage und hohen Bodenfeuchtigkeit verhältnismäßig beschränkt. Dagegen weisen die vom Hasen und Kaninchen bewohnten Gebiete weit zahlreichere Holzarten auf, da die bewaldeten Flächen oft so klein sind, daß sich kaum ihre regelrechte Bewirtschaftung lohnt. Dazu kommt, daß die beiden Nager sich in der Regel nicht weit von ihrem gewohnten Unterschlupf zu entfernen pflegen. Es gilt dies besonders für das äußerst furchtsame Kaninchen, welches trotz seines oft zahlreichen Zusammenlebens an einzelnen Stellen sich fast stets in der Nähe seines Baues, bezw. Verstecks aufhält und in schneereichen Wintern gezwungen ist, selbst solche Gewächse zu benagen, deren häufiger

Genuß ihm nachteilig sein würde. Rotwild und Elche durchschreiten hingegen größere Gebiete, so daß sie sich die ihnen besonders zusagenden Holzarten besser aussuchen können. Endlich vermögen die Nager mit Hilfe ihres dazu vorzüglich geeigneten Gebisses Holzarten anzugreifen, deren Rinde in dem Alter, in welchem das Rotwild sie schälen würde, den Zähnen dieser Tiere bereits einen unüberwindlichen Widerstand leistet.

Zum besseren Verständnis dieser Tatsache ist es nötig, den Unterschied zwischen den Rindenbeschädigungen durch Hirsche und denen der Nagetiere kurz zu charakterisieren. Das Rotwild schält mit den Vorderzähnen des Unterkiefers, und zwar im wesentlichen mit den schmäleren seitlichen Vorderzähnen, was sich aus der Breite der Zahnspuren in der Rinde schließen läßt und durch die vorgeschobene Lage der Nase bedingt ist. Der Unterkiefer wird beim Schälen jedenfalls gegen den Stamm hin zur Seite geschoben, um vom Oberkiefer nicht behindert zu werden. Das Wild setzt die Zähne unten an und zieht sie darauf nach oben. Bei der Sommerschälung wird die Rinde unten losgebissen, mit den Zähnen festgehalten, und durch Zurückgehen und Aufheben des Kopfes von unten nach oben losgerissen, da alsdann am Cambium die Trennung leicht von statten geht. Die Winterschälung ist dagegen mehr ein rinnenförmiges Abnagen, da die Rinde vom Herbst bis zum Frühjahr fest am Holze sitzt. Das Rotwild schält Bäume bis zu einem Durchmesser von 20 und mehr Zentimetern. Dünne, biegsame Stangen werden von ihm kaum benagt, weil sie nicht den erforderlichen Widerstand bieten. Aus demselben Grunde verschont das Rotwild auch Sträucher mit langsamem Wuchs.

Das Schälen der Nagetiere geschieht in einer wesentlich anderen Weise. Sie bedienen sich ihrer Nagezähne, die sich durch besonders kräftige Entwickelung und eine scharfe Schneide auszeichnen. Da die Nager im Gegensatz zu den Wiederkäuern in beiden Kiefern Schneidezähne haben, nagen sie nicht vorzugsweise parallel, sondern in der Regel annähernd senkrecht zur Längsrichtung des Stammes, indem sie die Nagezähne von beiden Seiten, nach Art einer Zange in die Rinde eingreifen lassen. Bei der geringen Breite der beiden Zahnpaare können die Tiere infolgedessen ohne große Anstrengung ins Holz eingreifen, was nicht nur beim Abschneiden ganzer Pflanzen und Zweige, sondern auch beim Schälen geschieht. Wahrscheinlich erfolgt das Angreifen des Holzes beim Rindennagen und das scheinbar zwecklose Abschneiden junger Pflanzen und Zweige zum guten Teile, um die rasch nachwachsenden

Schneidezähne abzunutzen. Daß der Biber starke Stämme vollständig durchnagt, wurde bereits erwähnt. Aber auch die Kaninchen legen zuweilen Proben von der großen Leistungsfähigkeit ihrer Zähne ab. Nach einem Bericht von P. W. Peacock in der „Agricultural Gazette of New South Wales“ (Januar 1908) fällen die oft zu Millionen erscheinenden Kaninchen 3 Zoll dicke Bäume und verzehren Blätter, Zweige und Stämme, von den letzteren zuweilen lediglich kugel- und knochenförmige Holzstücke übrig lassend. Mein anfänglicher Zweifel an der Glaubwürdigkeit dieses Berichts wurde endgültig durch eine Erfahrung besiegt, die ich mit zwei von mir in Gefangenschaft gehaltenen wilden Kaninchen machte. Diese Tiere durchbissen eines Tages, von Hunger und Freiheitsdrang getrieben, das Drahtgitter ihres Behältnisses und entwischten aus demselben. Das eine Kaninchen wurde wieder eingefangen und nach Ausbesserung des Drahtgitters in den Käfig zurückgebracht. Als es aber das ihm dargebotene Gemüse verzehrt hatte, nagte es sich abermals durch, ohne die Rinde der in seinem Behältnis befindlichen, frisch abgeschnittenen Triebe von Maßholder, Eiche und Birke zuvor gekostet zu haben. Im Innern des Käfigs lagen die durchbissenen Drahtstücke. Ich mußte das Gitter durch ein aus bedeutend stärkerem Draht hergestelltes ersetzen.

Nach dem Gesagten erscheint es durchaus glaubhaft, daß die Kaninchen im Notfalle selbst stärkere Stämme durchnagen. Auch die bloßen Schälbeschädigungen erstrecken sich in schneereichen, harten Wintern zuweilen auf recht stattliche Bäume. So fand ich im Winter 1908/09 in der Nähe von Kösen eine etwa 16 cm starke Esche sowie einen Bergahorn von 63 cm Umfang (in der Höhe der Beschädigung gemessen) von den Kaninchen benagt. Allerdings waren die unteren Rindenpartieen unversehrt geblieben. Für gewöhnlich greifen jedoch die Kaninchen nur schwächeres Material an und schälen sogar noch bleistiftstarke Triebe sehr gern. Der Hase nagt bei weitem nicht so scharf wie das Kaninchen und begnügt sich auch im allgemeinen mit denjenigen Holzarten, deren Rinde er streifenweise abziehen kann. Etwa fingerdicke Triebe und Stämmchen sind ihm am liebsten; nur den von ihm sehr bevorzugten Goldregen soll er noch bei einer Stammstärke von 4—5 cm schälen.

Auch die als Rindennager auftretenden Mäusearten halten sich zumeist an schwächeres Material. Von der Form und Höhe ihrer Rindenbeschädigungen, sowie von den Eigentümlichkeiten der durch

Eichhörnchen und Siebenschläfer ausgeführten Schälschäden wird in einem späteren Kapital dieser Arbeit die Rede sein.

Obwohl also die Nager, besonders Kaninchen und Hase, befähigt und unter Umständen auch gezwungen sind, die verschiedenartigsten Holzgewächse zu benagen, so gibt es doch eine Anzahl von Holzarten, welche selbst vom Kaninchen verschont bleiben oder wenigstens nur in geringem Grade heimgesucht werden, was auf das Vorhandensein gewisser, den Tieren unangenehmer Stoffe schließen läßt. Wir bezeichnen diese Art von Schutzmitteln als chemische und fassen diejenigen Einrichtungen, welche geeignet sind, den Angriff der Tiere zu hindern oder den Fortschritt der Beschädigung zu erschweren, als mechanische Schutzmittel zusammen. Die mechanischen Schutzmittel fallen zum Teil sehr in die Augen und sind infolgedessen in ihrer Bedeutung auch am frühesten erkannt worden. Von ihnen soll deshalb zunächst die Rede sein.

III. Der Bau der Rinden unserer Holzgewächse.

Um über die mechanischen Schutzmittel unserer Holzgewächse ein klares Bild zu erhalten, ist es nötig, die Anatomie der Rinde und die Beschaffenheit der Stammoberfläche genau zu studieren. Im Bau der Rinde zeigen die einzelnen Holzarten große Verschiedenheit, die vielfach schon äußerlich erkennbar ist. So behält die Buche bis ins hohe Alter eine glatte Rinde, während die Robinie, Weide und Kiefer bereits innerhalb der ersten 20 Jahre infolge von Borkebildung eine rissige Stammoberfläche bekommen. Die Bedeutung der Borke als eines Schutzmittels für die darunter befindliche lebende Rinde ist wohl zuerst erkannt worden; doch wollen wir auf die Schilderung ihrer Beschaffenheit und die Art und Weise ihrer Wirkung zuletzt eingehen, da die Borke bekanntlich zum Teil aus abgestorbenen Partieen ehemals lebender Rinde besteht.

Bau und Aufgabe der lebenden Rinde.

Es wird sich empfehlen, mit der Beschreibung des Baues der lebenden Rinde eine kurze Orientierung über ihre Aufgabe im Organismus der Pflanze zu verbinden. Die Rinde spielt im Organismus der Holzgewächse die Rolle eines Leitungssystems und Reservoirs für die in den Blättern erzeugten Bildestoffe, speziell

für die Eiweißverbindungen sowie für die Kohlehydrate, zu denen in erster Linie Stärke und Zucker gehören. Die Leitung der Eiweißstoffe erfolgt vorzugsweise in den Siebröhren, dagegen dienen die Zellen des sogenannten Bast- oder Leitparenchyms vor allem der Leitung und Speicherung der Kohlehydrate, sowie der Aufnahme bestimmter Nebenprodukte des Stoffwechsels, besonders der Gerbsäure und des Calciumoxalats. Die den Siebröhren angeschmiegten Geleitzellen und, wo solche fehlen, besondere Zellreihen des Bastparenchyms vermitteln die Ueberführung der Eiweißstoffe in die Markstrahlen. Diesen fällt die Aufgabe zu, die im Bast abwärts geleiteten Bildestoffe in radialen Bahnen dem Cambium und dem Holzkörper zuzuführen. Auf der im Cambium sich jährlich wiederholenden Bildung neuer Holz- und Rindenschichten beruht das sekundäre Dickenwachstum unserer Holzpflanzen. Außer den der Leitung und Speicherung von Stoffen dienenden Zellen besitzt die Rinde in den luftführenden Interzellularen Vermittler des notwendigen Gasaustausches. Diese Zellen beginnen an der Peripherie des Stammes und führen an den Seiten der Markstrahlen oder von denselben umschlossen durch das Cambium hindurch bis zum Mark. Den Schutz der jungen Rinde des noch wachsenden Triebes vor zu großer Wasserverdunstung übernimmt die Oberhaut oder Epidermis, deren Zellwände an der freien Außenfläche verdickt und mehr oder weniger kutinisiert sind. Unter der Oberhaut befindet sich oft sogenanntes Hypoderma, ein die Epidermis mechanisch verstärkendes Gewebe.

Entstehung und Eigenschaften des Periderms und der Borke.

Da die Epidermis meist nur kurze Zeit dem Dickenwachstum des betreffenden Stammteiles zu folgen vermag, so wird sie früher oder später, oft schon während der ersten Vegetationsperiode, gesprengt und durch Periderm ersetzt. Dieses Gewebe besitzt die schützenden Eigenschaften der Epidermis in erhöhtem Maße. Die Peridermbildung beginnt mit der Entstehung des Phellogens, eines Meristems, das auch den Namen Korkcambium führt. Meist ist das Phellogen dipleurisch, d. h., es erzeugt nach außen hin Korkzellen, nach innen sogenannte Korkrinde, wobei jedoch die Korkzellenbildung zu überwiegen pflegt. Kork und Korkrinde werden als Periderma zusammengefaßt. Statt der Spaltöffnungen führt der Kork Lenticellen, oder wenigstens von Intercellularräumen

durchsetzte Stellen. Die Korkzellen büßen bald ihren lebenden Inhalt ein und führen dann in der Regel nur Luft. Sehr stark verdickter Kork wird als Steinkork bezeichnet.

Bei der Buche, Haine, Hasel u. a. bleibt das dicht unter der Oberhaut entstandene Korkcambium viele Jahre hindurch tätig. Die Oberhaut und weiterhin immer die äußersten Korkzellen schülfern nacheinander ab, während das Phellogen für entsprechenden Ersatz sorgt. Auf diese Weise entstehen die glatten, nicht rissigen, verhältnismäßig dünnen Rinden der genannten Holzgewächse. Während manche Bäume, wie die Buche, nur einmal Periderm bilden, erzeugen weitaus die meisten dagegen noch weitere Peridermschichten in tieferen Regionen der primären, dann der sekundären Rinde. Wird das Korkcambium tiefer in der Rinde angelegt, so pflegt seine Tätigkeit bald, oft schon im Jahre nach seiner Entstehung aufzuhören. Er wird dann durch immer neue, noch weiter von der Baumoberfläche entfernte sekundäre Korkcambien ersetzt, welche infolge des Abschlusses der Nahrungszufuhr absterbende Partieen des Rindengewebes abschneiden. So entsteht die Borke, in der tote Rindenpartieen mit Korkschichten abwechseln.

Die mechanischen Elemente der lebenden Rinde.

In der eben geschilderten Beschaffenheit der lebenden Rinde und des Periderms stimmen mit Ausnahme der angegebenen Abweichungen alle dikotylen Holzgewächse und Koniferen überein. Stellt man aber mit dem Rasiermesser feine Quer- und Längsschnitte durch die lebende Rinde unserer verschiedenen Holzarten her, so erkennt man sofort, daß die einzelnen Rinden doch eine recht ungleiche Beschaffenheit besitzen müssen. Während sich die Rinde der Kiefer und Fichte sehr leicht schneiden läßt, passiert es beim Schneiden von Buchen- und Tannenrinde wohl zuweilen, daß das Messer ausbricht. Andere Rinden, wie die der Eberesche und Linde, zeigen einen mittleren Grad von Härte.

Betrachtet man einen Schnitt durch Buchen- oder Tannenrinde unter dem Mikroskop, so sieht man zwischen den zartwandigen Zellen zahlreiche Gruppen von Zellen mit äußerst stark verdickten Wänden. Diese Zellen, deren Wände meist deutlich geschichtet und stark verholzt sind, führen wegen ihrer großen Härte den Namen Steinzellen. Sie entstehen in der Regel aus der nachträglichen Sklerose dünnwandiger Parenchymzellen. Ihr Plasmaleib ist gewöhnlich abgestorben und das oft sehr stark verengte Lumen

von wäßriger Flüssigkeit oder einer körnigen, rotbraunen Masse angefüllt. Sehr verschieden ist bei den einzelnen Holzarten die Zahl, in der die Steinzellen in der lebenden Rinde auftreten. Während man bei der Lärche und Fichte nur eine äußerst beschränkte Anzahl von Steinzellen auf einem Querschnitt findet, ist bei der Tanne, Buche und Birke ein großer Teil desselben von ihnen erfüllt. Die Steinzellen sind in den Rinden dieser Bäume zu Gruppen vereinigt, die bei der Birke die Größe eines Hirsekorns erreichen. Bei der Fichte und Lärche vermögen sie infolge ihrer geringen Anzahl die Härte der Rinde nicht merklich zu erhöhen.

Viele Bäume enthalten nur in der oberflächlichen Schicht der Außenrinde Steinzellen, während dieselben in der sekundären oder Innenrinde vollständig fehlen. Dagegen zeichnen diese Holzarten sich durch den Besitz zahlreicher Bastfasern aus. Es sind dies sehr lange, englumige Zellen mit stark verdickten Wänden. Sie sind in der Regel zu Bündeln von erheblicher Länge vereinigt und die Ursache davon, daß sich die Rinde vieler Holzgewächse selbst zur Winterszeit in langen Streifen abziehen läßt.

Bei zahlreichen Laubhölzern endlich treten sowohl Bastfasern als Steinzellen in der sekundären Rinde auf. Sie bilden zusammen die sogenannten gemischten Gänge, die bisweilen zu geschlossenen Ringen verbunden sind. Bastfasern und Steinzellen werden als mechanische Elemente der Rinde bezeichnet. Die primäre Rinde weicht hinsichtlich des Vorhandenseins mechanischer Elemente vielfach von der Innenrinde ab. Während Buche, Erle und Birke, welche in der sekundären Rinde nur Steinzellen führen, in den primären Rindenschichten außer jenen noch Bastfasern aufweisen, herrscht bei anderen Bäumen das entgegengesetzte Verhältnis.

Ueber die Bedeutung der mechanischen Elemente in der Rinde schreibt Büsgen[1]: „Die Steinzellen können mit den Bastfasern zusammen oder für sich wahre hölzerne Mauern in der jungen Rinde bilden, die zur Unterstützung des schützenden Korks die zarten, Siebröhren führenden Gewebepartien noch mit einem zweiten Walle umgeben.“ „Alle diese starkwandigen, harten Gebilde werden gewöhnlich als Festigungseinrichtungen oder als Versteifungseinrichtungen betrachtet, und die Bastfasern sowie jene geschlossenen Hartzellenmauern werden in ganz jungen, sonst noch weichen Sprossen in dieser Richtung tatsächlich nützlich sein. Zer-

---

1) Büsgen, M., Bau und Leben unserer Waldbäume.

streute Hartzellengruppen aber können hierin nichts leisten, ja sie sind etwa mit dem Dickenwachstum verbundenen Druckwirkungen gegenüber eher schädlich, da sie die Zusammenpressung der lebenden Zellen noch begünstigen müssen. Nützlich dagegen werden sie sich, ebenso wie die Sklerenchymringe, gegen tierische Gäste erweisen, indem sie die Angriffe kleinerer Tiere für die tieferen Schichten der Rinde unschädlich machen, diejenigen größerer wenigstens in ihren Fortschritten hemmen, wenn nicht ein alle Hindernisse besiegender Notstand die Tiere zu außergewöhnlichen Anstrengungen zwingt."

IV. Die mechanischen Schutzmittel der Rinden und die Art und Weise ihrer Wirkung.

An das vorige Kapitel anschließend wollen wir unsere Erörterungen und Versuche über die mechanischen Schutzeinrichtungen der Baumrinden mit den mechanischen Elementen der lebenden Rinde beginnen, zumal von deren Eigenschaften auch die der Borke zum wesentlichen Teile abhängig sind. Nach dem über die Beschaffenheit des Gebisses der Wiederkäuer und Nager Gesagten läßt sich vermuten, daß von den uns interessierenden Tieren nur die Hirche und Elche beim Schälen der Rinde einen nennenswerten Widerstand in den mechanischen Elementen finden werden, dieselben aber gegen die scharfen Zähne der Nager kaum etwas auszurichten vermögen, um so weniger, als sie in den jungen Pflanzen, um welche es sich ja zumeist bei den Schälbeschädigungen dieser Tiere handelt, bei weitem nicht so massig entwickelt sind wie in den Stämmen, die für das Schälen des Hochwilds in Betracht kommen. Ihre stärkste Ausbildung erfahren die Steinzellen und Bastfasern erst in der sekundären Rinde, die bei älteren Bäumen den weitaus größten Teil der lebenden Rinde ausmacht. Deshalb wird die nun folgende Zusammenstellung der Holzgewächse nach dem Vorhandensein der mechanischen Elemente sich nur auf die in der sekundären Rinde enthaltenen beziehen.

Zahlreiche Steinzellen führen in der sekundären Rinde:

Tanne,	Roterle,
Birke,	Schwarzerle.
Buche,	

Vereinzelte Steinzellen führen in der sekundären Rinde:

Fichte,	Rainweide,
Lärche,	Hartriegel.
Schneeball,	

Bastfasern führen in der sekundären Rinde:

Eibe,	Faulbaum,
Wacholder,	Sauerdorn,
Schwarzpappel,	Rose,
die Weiden,	Holunder,
Rüster,	Seidelbast,
Linde,	Heckenkirsche,
Apfelbaum,	Robinie,
Birnbaum,	Besenstrauch,
Kirschbaum,	Goldregen *,
Eberesche,	Feldahorn *.
Elsbeere,	

Bei den mit * bezeichneten Holzarten kommen vereinzelte Steinzellen in der sekundären Rinde vor.

Steinzellen und Bastfasern führen in der sekundären Rinde:

Hasel,	Weißdorn,
Eiche,	Roßkastanie,
Esche,	Spitzahorn,
Aspe,	Bergahorn.
Haine,	

Frei von den genannten mechanischen Elementen in der sekundären Rinde sind:

Cornelkirsche,	gemeine Kiefer,
Weymouthskiefer,	Schwarzkiefer.

Bei der Größe des Widerstandes, den die Steinzellen beim Schneiden mit dem Rasiermesser bieten, sollte man vermuten, daß sie auch ein wirksames Schutzmittel gegenüber den schälenden Zähnen des Rotwildes bilden. Dem widerspricht jedoch die Erfahrung, daß Buchen und Tannen in ganz erheblichem Maße vom Rotwild geschält werden. Es kann demnach das Schälen dieser Holzarten den Tieren keine allzugroßen Schwierigkeiten machen. Um ein genaues Bild zu bekommen von der Wirkungsweise der Steinzellen und Bastfasern gegenüber den schälenden Zähnen des Rotwilds, habe ich mit einem zu diesem Zwecke konstruierten Apparat die Widerstände gemessen, welche die Rinden verschiedener Bäume einem in annähernd senkrechter Richtung schälenden eisernen Zahnpaar entgegensetzen. Die Form und Größe der Metallzähne entspricht derjenigen der seitlichen Schneidezähne des Rotwilds. Das Zahnpaar, welches aus einem Stück gefertigt ist und eine

Breite von 12 mm besitzt, kann in die kurze Achse eines in vertikaler Ebene beweglichen Hebels eingeschraubt werden. Die Führung, welche die Achse trägt, um die der Hebel sich dreht, wird mit starken Riemen an den betreffenden Baum befestigt und ihr Abstand so reguliert, daß Rinden von verschiedener Dicke bis aufs Holz geschält werden können. Die Zähne greifen von unten her in schräger Richtung an und schneiden bei der Drehung des Hebels ein Stück aus der Rinde heraus, welches 1,5—6,0 mm dick und entsprechend lang ist. Die zum Abschälen des Rindenstückes gerade erforderliche Kraft wird mit Hilfe eines Gewichts ermittelt, welches auf dem mit einer Centimetereinteilung versehenen langen Hebelarm verschiebbar ist und durch eine Schraube festgestellt werden kann. Bei Bäumen mit starker Borke, wo die größte Kraft zum Eindringen der Zähne in die Borke nötig ist, bevor der Hebel die horizontale Lage erreicht hat, wird die Neigung gemessen und zur Berechnung die Länge der Projektion des Hebelarms verwendet. Bei der Berechnung wurde das Mittel aus durchschnittlich vier Beobachtungen bezw. Ablesungen genommen. Die Resultate dieser Untersuchungen finden sich in den vorliegenden Tabellen verzeichnet.

Die Wirkung der mechanischen Elemente in der lebenden Rinde.

Um die Bedeutung der in den beiden Tabellen enthaltenen Zahlen zu verstehen, müssen wir uns stets vergegenwärtigen, welche mechanischen Elemente der betreffende Baum in der Innenrinde enthält, und ob er sich durch starke Periderm- oder Borkebildung auszeichnet. Die auf p. 20, No. 1—17 angegebenen Bäume besitzen durchweg ein verhältnismäßig schwaches Periderm, deshalb kann man an ihnen besonders gut den Einfluß erkennen, den die Steinzellen, Bastfasern und gemischten Gänge auf die Widerstandsfähigkeit der Rinde gegenüber den schälenden Zähnen ausüben.

Steinzellen.

Eine Buche von 52 cm Umfang wird durch eine Kraft von 20 kg bis aufs Holz, ca. 2 mm tief, geschält. Dieselbe Kraft ist erforderlich, um eine 45 cm-Tanne 2,5 mm tief zu schälen. Eine ebenso starke Fichte erfordert nur 12 kg, während eine Weymouthskiefer von 37 cm Umfang bereits durch eine Kraft von 7 kg geschält wird. Man kann daraus ersehen, daß durch Bildung von

Widerstandsfähigkeit der Rinden verschiedener Holzarten.

Bezeichnung der Holzart	Umfang des Baumes	Tiefe der Wunde	Zum Schälen erforderliche Kraft
Glattrindige Bäume			
1. Weymouthskief.	37 cm	2,0 mm	7 kg
2. Fichte	45 „	2,5 „	12 „
3. Tanne	45 „	2,5 „	20 „
4. Buche	52 „	2,0 „	20 „
5. Grauerle	37 „	2,0 „	12 „
6. Haine	64 „	1,7 „	16 „
7. Esche	56 „	3,0 „	20 „
8. Eiche	44 „	4,0 „	22,5 „
9. Birnbaum	37 „	3,0 „	13 „
10. Apfelbaum	69 „	3,0 „	22 „
11. Bergahorn	45 „	2,0 „	13 „
12. Spitzahorn	43 „	2,3 „	21 „
13. Sahlweide	26 „	2,0 „	18 „
14. Aspe	42 „	3,0 „	21 „
15. Linde	44 „	3,0 „	29,5 „
16. Eberesche	48 „	2,7 „	32 „
17. Elsbeere	40 „	3,0 „	33 „
18. Birke	55 „	4,0 „	45—51 „
19. Kirschbaum	48 „	3,2 „	62—72 „
Bäume mit Borke			
Aspe	45 cm	3,8 mm	40 kg
Eiche	47 „	3,4 „	40,5 „
Robinie	40 „	5,0 „	55 „
Sahlweide	32 „	2,8 „	84 „
Rüster	45 „	4,5 „	47 „
Maßholder	54 „	4,2 „	25 „

Steinzellen die Widerstandsfähigkeit der Rinde wesentlich erhöht wird. Die Rinde der Buche erscheint deshalb weniger fest als die Tannenrinde, weil sie im Verhältnis zum Durchmesser des Stammes nicht so mächtig ist wie jene. Zieht man aber nur die Dicke der abgeschälten Rindenstücke in Betracht, so muß man der Buchenrinde die größere Widerstandsfähigkeit zuerkennen. Daß die Steinzellen nicht imstande sind, die Rinde vor dem Schälen des Rotwilds zu schützen, wurde bereits gesagt. Ich habe Buchen von $^{3}/_{4}$ m Umfang gesehen, welche stark vom Rotwild geschält waren. Den Zähnen der Nager gegenüber vermögen die Steinzellen junger Stämmchen und Aeste ebensowenig etwas auszurichten. Die Rinde der Buche wird von den meisten Nagern gerne angegangen. Bei stärkeren Stämmen werden jedoch die Steinzellen auch den Nage-

Widerstandsfähigkeit der Rinden von Bäumen verschiedenen Alters.

Bezeichnung der Holzart	Umfang des Baumes	Tiefe der Wunde	Zum Schälen erforderliche Kraft
Tanne	45 cm	2,5 mm	20 kg
"	60 "	4,0 "	28 "
"	80 "	4,5 "	40 "
Buche	52 "	2,0 "	20 "
"	98 "	2,8 "	32 "
Bergahorn	45 "	2,0 "	13 "
"	64 "	2,7 "	16 "
"	80 "	3,5 "	20 "
Spitzahorn	43 "	2,3 "	21 "
"	68 "	3,7 "	28 "
Elsbeere	40 "	3,0 "	33 "
"	56 "	3,6 "	48 "
Kirschbaum	33 "	2,7 "	37—42 "
"	36 "	3,0 "	40—45 "
"	48 "	3,2 "	62—72 "
"	66 "	4,5 "	98—111 "
Birke	55 "	4,0 "	45—51 "
"	68 "	4,0 "	67—75 "
Gleicher Baum, aber verschiedene Tiefe der Wunde.			
Eiche	44 cm	3,0 mm	13 kg
"	44 "	4,0 "	22,5 "
"	44 "	5,5 "	44 "
Linde	44 "	1,8 "	13 "
"	44 "	2,5 "	21 "
"	44 "	3,0 "	29,5 "

tieren das Schälen erheblich erschweren, denn man findet selten mehr als 2—3 cm dicke Buchen von ihnen benagt. Ein von mir in Gefangenschaft gehaltenes Kaninchen benagte aus Hunger ein ca. 4,5 cm starkes Buchenaststück; doch konnte man am Rande der geschälten Stelle sehen, welche Mühe das Schälen dem Tier gemacht haben mußte; denn die Zähne waren vielfach nicht zwischen die Steinzellengruppen eingedrungen, sondern hatten nur die weicheren, oberen Rindenpartien weggenommen. Wenn nach den vorliegenden Angaben die Grauerle zu den vom Rotwild wenig geschälten Holzarten gehört, so liegt das wohl hauptsächlich an ihrem verhältnismäßig seltenen Vorkommen. Die Roterle, deren Rinde den gleichen Bau aufweist, wird nach Hess vom Elchwild stark geschält. Daß die Birke von Schälschäden verschont bleibt, ist nicht in dem Vorhandensein der Steinzellen begründet.

Bastfasern.

Ueberraschend ist der Einfluß, den die Bastfaserbündel auf die Widerstandsfähigkeit der Rinde gegenüber schälenden Zähnen ausüben. Eine Eberesche von 48 cm Umfang erfordert, um 2,7 mm tief geschält zu werden, eine Kraft von 32 kg; annähernd dieselbe Kraft (33 kg) schält eine 40-cm-Elsbeere 3 mm tief. Eine Linde von 44 cm Umfang wird von 29,5 kg ebenso tief geschält. Ein Vergleich mit der Tanne, Buche und Erle zeigt, daß die Bastfasern den Rinden eine größere Widerstandsfähigkeit verleihen als die Steinzellen, zumal sie in der Regel die Dicke der Rinde beträchtlich erhöhen. Die Bastfaserbündel erschweren offenbar infolge ihrer großen Länge den Zähnen das Eindringen und Losreißen wesentlich mehr als die unzusammenhängenden Steinzellenklumpen, welche der Rinde eine bröckelige Beschaffenheit verleihen. Beim Eindringen der Metallzähne des Apparats in die Rinde von Elsbeere, Eberesche und Linde vernahm ich deutlich das eigentümliche Geräusch, welches durch das Zerreißen der Bastfaserbündel verursacht wurde. Daß Eberesche und Linde verhältnismäßig wenig vom Elch und in noch geringerem Grade oder überhaupt nicht vom Rotwild geschält werden, verdanken diese Bäume zweifellos zum größten Teile den in ihren Rinden zahlreich auftretenden Bastfasern. In einem Walde, wo das Rotwild zahlreiche Buchen und Fichten geschält hatte, fand ich auch an einigen großen Ebereschen Verletzungen der Rinde, doch rührten dieselben nicht von den Zähnen der Hirsche her, sondern waren mit den Spitzen der Augensprossen des Geweihs ausgeführt worden. Auch hatten die Tiere die abgerissenen Rindenfetzen nicht verzehrt. Die Weiden, welche gleichfalls Bastfasern in großer Menge führen, werden allerdings von den Elchen sehr stark geschält; jedoch wird dies durch die außerordentliche Kraft und Größe dieser Wildart und ihre ausgesprochene Vorliebe für Weiden verständlich.

Gegen Hasen und Kaninchen gewähren die Bastfasern nicht nur keinen Schutz, sondern sie ermöglichen sogar diesen Tieren, die Rinde in langen Streifen abzuziehen, was besonders dem Hasen sehr willkommen zu sein scheint, für die betreffenden Holzarten aber Wunden von besonders großer Länge zur Folge hat. Bei älteren Stämmchen vermögen jedoch die tieferen Bastschichten insofern einen gewissen Schutz abzugeben, als sie wegen ihrer stärkeren Entwickelung von den Tieren nicht mit abgerissen werden und so das Cambium vor der Zerstörung bewahren.

Gemischte Gänge.

Es liegt nun nahe zu vermuten, daß diejenigen Bäume, welche in der Rinde sowohl Bastfasern als auch Steinzellen führen, in bezug auf Widerstandsfähigkeit gegen das Schälen eine mittlere Stellung einnehmen werden. In der Tat trifft dies auch für einige Holzarten, z. B. für den Spitzahorn und die Esche zu (siehe Tabelle). Wenn die Rinden anderer Bäume, wie der Eiche und des Bergahorns, weniger widerstandsfähig sind als die der Tanne und Buche, so hängt das zweifellos mit der geringeren Größe der Steinzellenklumpen und der weniger großen Häufigkeit der mechanischen Elemente überhaupt zusammen. Auch die Rinde der Aspe ist trotz ihrer beträchtlichen Dicke wenig widerstandsfähig.

Wie nicht anders zu erwarten ist, sind die genannten Holzarten, zu denen sich noch die Hasel gesellt, deren sekundäre Rinde gleichfalls Bastfasern und Steinzellen führt, dem Schälen durch Rotwild in nicht geringem Maße ausgesetzt. Von der Eiche behauptet Hess sogar, daß sie unter allen Laubhölzern am meisten vom Rotwild geschält werde. Auch die Haine wird trotz ihrer verhältnismäßig festen Rinde nicht selten vom Rotwild geschält, was wohl damit zusammenhängt, daß die Rinde dieser Holzart eine auffallend geringe Mächtigkeit besitzt. Wie die Bastfasern und Steinzellen für sich, so vermögen auch die gemischten Gänge in den tieferen Schichten der Rinde älterer Bäume den Zähnen der Nager Widerstand zu leisten und somit für das Cambium einen gewissen Schutz abzugeben (siehe p. 12).

Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß zum Schälen der Rinde bis aufs Holz mehr Kraft erforderlich ist als zur Wegnahme der oberen Rindenpartien. Ebenso selbstverständlich erscheint es uns, wenn ältere Bäume mit stärker entwickelter Rinde nicht so leicht geschält werden können wie jüngere Exemplare. Die beiden letzten Tabellen auf p. 21 zeigen, daß die zum Schälen erforderliche Kraft jedoch nicht proportional der Dicke der Rinde, sondern in stärkerem Maße zunimmt, woraus hervorgeht, daß die später gebildeten Rindenschichten eine größere Widerstandsfähigkeit besitzen als die äußeren Partien der Rinde.

Selbstverständlich haben die angegebenen Zahlen nur relative Gültigkeit. Abgesehen davon, daß die Breite der vom Rotwild zum Schälen benutzten Zähne oft größer sein mag, als die der Metallzähne meines Apparats ist, wird ein Hirsch wenigstens bei der Winterschälung doch mehr Kraft aufwenden müssen, als die

Metallzähne des Apparats brauchen, da er zweifellos mit größerer Schnelligkeit schält, und die von ihm ausgeübte Kraft sich in zwei Komponenten zerlegt, von denen nur diejenige zur Wirkung gelangt, deren Richtung parallel zu dem betreffenden Teil der Stammoberfläche verläuft, während die kleinere Komponente, deren Richtung senkrecht dazu ist, naturgemäß aufgehoben wird.

Ferner ist es sehr wahrscheinlich, daß die Rinde unserer Holzgewächse während der vom Wild zum Schälen bevorzugten Wintermonate eine größere Widerstandsfähigkeit besitzt als im Oktober und November, zu welcher Zeit ich meine Messungen ausgeführt habe. Endlich würden manche von den gefundenen Werten um einen kleinen Bruchteil höher oder niedriger sein, wenn es mir möglich gewesen wäre, die Messungen mit vollkommen gleich geformten und gleich scharfen Metallzähnen auszuführen.

Trotz dieser kleinen Mängel läßt sich jedoch aus den gefundenen Werten der Einfluß sehr gut erkennen, den die verschiedenen mechanischen Elemente der lebenden Rinde auf deren Widerstandsfähigkeit ausüben, und noch besser kann, wie wir im folgenden Abschnitt sehen werden, mit Hilfe des Apparats die Wirkungsweise kräftiger Korkschichten untersucht werden.

Das Oberflächenperiderm.

Außerordentlich großen Widerstand leistet die Rinde der Birke und des Kirschbaums dem schälenden Zahn des Apparats, so daß man das Schälen eines einigermaßen starken Stammes dieser beiden Holzarten durch Rotwild für unmöglich halten muß. Hess gibt die Birke als den vom Rotwild am wenigsten geschälten Baum an, und Altum berichtet, daß ihm von den gewöhnlichen Laubhölzern nur bei der Birke ein Schälschaden unbekannt sei. Daß Kirschbäume der Schälbeschädigung durch Rotwild anheimgefallen wären, habe ich in der von mir benutzten Literatur nirgends erwähnt gefunden. Auch das Elchwild, welches die Birke häufig verbeißt, führt Schälbeschädigungen an dieser Holzart selten oder überhaupt nicht aus.

Die große Widerstandsfähigkeit der Birken- und Kirschbaumrinde erklärt sich lediglich aus dem Vorhandensein einer äußerst festen Peridermhülle. Schon das Eindringen der Zähne in den Peridermmantel erfordert viel Kraft; aber, wenn es auch einem Hirsch gelungen wäre, die Korkhülle zu durchbrechen und mit den Schneidezähnen in die lebende Rinde einzudringen, so würde

doch das Abschälen derselben an dem außerordentlichen Widerstande scheitern, den die in der Längsrichtung des Stammes äußerst schwer durchzureißenden Korklamellen bieten. Die Peridermschicht wirkt wie eine um die lebende Rinde gewickelte Lage Bindfaden. Entfernt man vor dem Versuch den Kork, so ist bei annähernd gleicher Tiefe der Wunde nur etwa ein Drittel der Kraft nötig, woraus mit Deutlichkeit hervorgeht, daß die nur den kleineren Teil der gesamten Rinde bildende Korkschicht dennoch deren große Widerstandsfähigkeit bedingt.

Selbst gegen Hasen und Kaninchen scheint das Periderm der Birke und des Kirschbaums einen gewissen Schutz abzugeben, da diese Holzarten von den beiden Nagern nur in geringem Grade geschält werden. In einem Gebiete, in welchem die Kaninchen außerordentlich stark geschält hatten, fand ich die jungen Kirschbäumchen bis auf einige verschont, an denen jedoch die Tiere nur zu nagen versucht hatten; denn die Zähne waren nicht in die lebende Rinde eingedrungen, und die Tiere hatten sich nach einigen Bissen von den betreffenden Bäumchen abgewandt. Daß der Geschmack der Rinde des Kirschbaums den Kaninchen durchaus nicht unangenehm ist, davon überzeugte ich mich durch die Erfahrung, daß sowohl gefangene als in Freiheit lebende Tiere ihnen dargebotene Triebe mit dünnem Peridermmantel ebenso gerne schälten wie solche vom Maßholder.

Aber auch bei Bäumen, deren Oberflächenperiderm weniger dick und konsistent ist als das der beiden genannten Holzarten, nimmt dasselbe nicht unbeträchtlich an der Erhöhung der Rindenfestigkeit teil. Abgesehen von den Schwankungen, welche infolge des wechselnden Wassergehalts der Rinde während verschiedener Jahreszeiten beobachtet werden, kann man nämlich an verschiedenen Exemplaren derselben Holzart ziemlich abweichende Werte für die Festigkeit der Rinde finden, was aus folgender Zusammenstellung hervorgeht:

Baumart	Umfang	Tiefe der Wunde	Kraft
Esche	36 cm	2,0 mm	20 kg
"	37 "	2,5 "	24 "
"	45 "	2,5 "	23,5 "
"	56 "	3,0 "	20 "

Von den vier Bäumen besaß der stärkste die geringste Peridermbildung, was zweifellos der Hauptgrund dafür war, daß die

Widerstandsfähigkeit seiner Rinde von der eines weit schwächeren Stammes übertroffen wurde. Die stärkere und geringere Ausbildung des Periderms hängt aber im wesentlichen von dem Grade der Bodenfeuchtigkeit und der Belichtung des Stammes ab. Auf trocknerem Boden und in freierem Stande erwachsene Bäume zeigen eine stärkere Peridermbildung als ihre an feuchten und schattigen Orten stehenden Brüder, so daß bei ihnen die Gefahr des Rindenbrandes infolge starker Temperaturschwankungen und erheblichen Wasserverlustes weit geringer ist als bei diesen. Es kommt häufig vor, daß Buchen und Fichten, welche im Schlusse erwachsen sind und plötzlich freigestellt werden, an Rindenbrand erkranken, weil ihr Periderm zu schwach entwickelt ist. Aus dem gleichen Grunde können derartige Bäume vom Rotwild leichter geschält werden. Ein starker Peridermmantel erschwert aber nicht nur das Schälen der Rinde, sondern bewirkt wahrscheinlich auch, daß die Tiere den spezifischen Geruch der Rinde kaum wahrnehmen und deshalb nicht so leicht zu einer Kostprobe veranlaßt werden.

Interessant ist die Wirkung des Korkes beim Maßholder. Bekanntlich zeichnen sich die Triebe dieser Holzart oft durch einen weichen, zerklüfteten Kork von großer Mächtigkeit aus. An bleistiftstarken Trieben ist zuweilen die Höhe der parallel zur Achse des Triebes laufenden Korkleisten größer als der Halbmesser des Holzteiles. Nun kann man im Walde die Beobachtung machen, daß die mit starken Korkleisten bedeckten Maßholdertriebe fast gänzlich von den Hasen und Kaninchen verschont bleiben, während diejenigen, welche nur eine dünne Peridermschicht besitzen, nicht allein im Winter mit Vorliebe geschält, sondern zuweilen bereits im Herbst angegangen werden. Die beiden anderen Ahornarten, deren Triebe stets eine dünne Korkschicht zeigen, findet man weit seltener geschält. Zum Vergleich legte ich einem in Gefangenschaft befindlichen, hungrigen Kaninchen glatte Triebe der drei Ahornarten sowie einen mit starkem Kork bedeckten Maßholdertrieb vor. Nach einiger Zeit war der glatte Maßholdertrieb vollständig geschält, während der andere nur geringe Verletzungen aufwies. Dem Tier war das Verzehren des Korks offenbar nicht angenehm; denn die abgebissenen Korkstückchen lagen umher[1]).

1) Durch Beimischung kleiner Maßholderkorkstücke zu dem gewöhnlichen Futter (Kleie) meines Kaninchens erreichte ich, daß jenes weniger gern von dem Tier verzehrt wurde.

Die Triebe vom Berg- und Spitzahorn waren nur zum vierten Teile geschält. Der Maßholder bedarf also deshalb eines wirksamen mechanischen Schutzmittels, weil seine Rinde den Hasen und Kaninchen zweifellos angenehmer schmeckt als die der anderen Ahornarten. Maßholderbäume besitzen in dem stark entwickelten Kork ihrer Rinde ein gutes Schutzmittel gegen das Schälen des Rotwilds, obwohl der Kork wegen seiner Weichheit den Zähnen der Tiere keinen erheblichen Widerstand leisten würde (vgl. Tabelle p. 20). Auch bei den Ulmen treten an manchen Trieben starke Korkleisten auf. Ein vergleichender Fütterungsversuch ergab, daß sie die nämliche Schutzwirkung wie beim Maßholder besitzen.

Die Borke.

Auffälliger noch als die ungleiche Beschaffenheit des Oberflächenperiderms ist die Tatsache, daß die Bildung der Borke bei Bäumen derselben Holzart in sehr verschiedenem Grade und Alter erfolgt. Ich habe Aspen von 60 cm Umfang gesehen, welche in Brusthöhe noch schwaches Oberflächenperiderm besaßen, aber auch Exemplare, die bereits bei einem Umfang von 20 Centimetern mit kräftiger Borke bedeckt waren. Der Zeitpunkt, in dem die Bildung der Borke beginnt, hängt im wesentlichen von dem Grade der Bodenfeuchtigkeit und Beleuchtung ab. An feuchten, schattigen Standorten erwachsene Bäume schreiten in der Regel erst spät zur Borkebildung. Daß in den Forsten die Eichen und Fichten dem Schälen durch Rotwild so lange ausgesetzt sind, hängt hauptsächlich mit der infolge dichter Pflanzung verzögerten Borkebildung zusammen. Bei einigen Holzarten kann man beobachten, daß an der Südseite des Stammes die Bildung der Borke viel früher als an der Nordseite einsetzt.

Mit der Intensität der Beleuchtung hängt auch die Tatsache zusammen, daß verschiedene Baumarten nur am unteren Ende des Stammes eine kräftige Borke bilden, während der von der Krone beschattete obere Teil und die Aeste Oberflächenperiderm oder Borke von anderer Beschaffenheit aufweisen. Das letztere ist bei der Kiefer der Fall, welche bis zu etwa 5 m Höhe rotbraune Borke von großer Mächtigkeit, am oberen Stammende und an den Aesten hingegen dünne, leicht abblätternde Borke von rotgelber Farbe besitzt. Im allgemeinen zeigen die lichtbedürftigsten Holzarten nicht nur die stärkste, sondern auch die früheste Borkebildung, so daß ihr Stamminneres vor zu rascher Erwärmung geschützt ist.

Bei der Birke, welche gleichfalls lichten Stand liebt, wird diese Wirkung durch die weiße Farbe und das geringe Wärmeleitungsvermögen der dicken Korkschicht erzielt, weshalb dieser Baum erst spät und vorwiegend am untersten Teile des Stammes Borke bildet.

Daß die Borke ein wirksames Schutzmittel gegen die Angriffe der Tierwelt, besonders gegen das Schälen des Rotwilds ist, wurde bereits erwähnt und erscheint ganz selbstverständlich. An gefällten Kiefern kann man oft beobachten, daß das mit dünner, rotgelber Borke bedeckte obere Ende des Stammes vom Rotwild geschält wird, während der mit starker Borke versehene untere Teil fast stets verschont bleibt. Gerade den Kiefern und Lärchen tut eine kräftige Borke als Schutz gegen das Rotwild besonders not, weil ihre Rinde ganz oder fast frei von mechanischen Elementen ist und den Tieren sehr zusagt.

Wie sehr die mechanische Widerstandsfähigkeit der Rinde durch Bildung der Borke erhöht wird, zeigen die Zahlen auf p. 20. Eine einigermaßen kräftige Borke macht dem Rotwild das Schälen zur Unmöglichkeit. Durch besonders große Härte zeichnet sich die Borke der Sahlweide und der Robinie aus. Mehrere Metallzähne brachen bei den Messungen, die ich an diesen beiden Holzarten anstellte, so daß ich die Länge der Metallzähne verringern und die Stärke ihres mit dem Gewinde versehenen Teiles erhöhen mußte. In die Borke der Sahlweide drangen die Metallzähne mit deutlich hörbarem Knacken ein. Dabei zeigte die Borke eine gute Spaltbarkeit in der Tangentialebene, was sich aus dem Umstande erklärt, daß sie zum größten Teil aus abgestorbenen Rindenpartien besteht, welche zahlreiche Bastfasern führen. Da die Bastfasern sich schon in der lebenden Rinde sehr wirksam gegen das Schälen zeigten, so kann es uns nicht wundern, daß sie im trockenen Zustande der Borke eine ganz außerordentliche Festigkeit verleihen. (Die Härte des Holzes nimmt gleichfalls mit dem Wasserverlust zu und erreicht ihr Maximum im lufttrockenen Zustande.)

Aber auch die Borke, welche aus einer Steinzellen führenden Rinde hervorgeht, zeigt eine große Festigkeit. Bei der Kiefer, welche in der lebenden Rinde keine mechanischen Elemente besitzt, wird die Festigkeit der Borke durch Bildung von Steinkork erzielt. Die Steinzellenplatten finden sich über dem Phellogen, dessen zarte Wände nach dem Absterben der Zellen es ermöglichen, daß die Borke leicht in Schuppen abblättert. Auch die

Lärche und Fichte, welche in der lebenden Rinde nur wenige Steinzellen besitzen, zeichnen sich durch Bildung von Steinkork aus.

Als Schutzmittel gegen Nager spielt die Borke naturgemäß keine große Rolle. Die meisten Nager schälen die Bäume in einem Alter, in welchem die Borkebildung noch nicht erfolgt ist, während die mit guter Kletterfähigkeit ausgestatteten Tiere leicht zu den Aesten oder dem oberen Teile des Stammes gelangen können, wo sie glatte Rinde oder solche mit dünner Borke finden. Am wirksamsten ist die Borke als Schutzmittel gegen Kaninchen, welche bekanntlich zuweilen starke Bäume angreifen. Wenn die Esche noch bei einem Durchmesser von mehr als 15 Centimetern vom Kaninchen geschält wird, so liegt das wohl lediglich an dem Umstande, daß sie erst in späterem Alter Borke bildet. Nur bei außerordentlicher Not oder, falls es sich um eine so bevorzugte Holzart wie die Robinie handelt, werden Kaninchen dünnere Borkeschichten abnagen, um zu der darunter befindlichen lebenden Rinde zu gelangen.

Stacheln und Dornen.

Wie bereits früher betont wurde, haben unsere Sträucher nur selten unter dem Schälen des Rotwilds zu leiden, weil sie wegen der geringen Entwickelung ihres Holzteils nicht den erforderlichen Widerstand bieten. Um so mehr sind die Sträucher den Kaninchen ausgesetzt, welche bekanntlich schwächere Triebe am liebsten angehen. Diesen Tieren und den Hasen gegenüber gewähren die Stacheln einiger Sträucher einen gewissen Schutz. Wir teilen mit Delbrouck die Stacheln ein in Trichomstacheln und Phyllomstacheln, je nachdem sie den morphologischen Wert von Haargebilden oder Blättern bezw. Blattteilen haben. Die Trichomstacheln teilt Delbrouck wiederum nach ihrem Ursprung in Dermatogenstacheln und Periblemstacheln ein, die Phyllomstacheln in Stipular- oder Nebenblattstacheln und eigentliche Blattstacheln.

Als Schutzmittel gegen das Schälen durch Hasen und Kaninchen kommen die Stipularstacheln der Robinie und die Blattstacheln des Sauerdorns wenig in Betracht, da sie zu weit voneinander entfernt stehen. Ihre Aufgabe besteht darin, den in ihrem Winkel bezw. dicht über ihnen sich entwickelnden Blättchen vor den Angriffen weidender Tiere wenigstens eine Zeitlang Schutz zu gewähren. Es gelingt aber den Hasen und Kaninchen leicht, diese Stacheln zu beseitigen und den Trieb vollständig von Rinde zu

entblößen. Nur selten habe ich beobachtet, daß die Stacheln und die angrenzenden Rindenpartien von den Tieren verschont blieben.

Von größerer Wirksamkeit sind dagegen die Dermatogenstacheln der Brombeere und die Periblemstacheln der Rose. Die jungen Triebe dieser beiden Straucharten brauchen um so mehr ein wirksames Schutzmittel, als sie bei ihrer Zartheit und oft verlockend grünen Farbe die Hasen und Kaninchen geradezu zum Benagen herausfordern müssen. Trotzdem findet man geschälte Rosentriebe nicht allzu häufig, was sicher auf Rechnung der Stacheln zu setzen ist. Bei den bereits erwähnten Versuchen mit in Freiheit lebenden Kaninchen wurden auch zwei demselben Strauch entnommene Rosentriebe den Tieren zum Benagen dargeboten, nachdem der eine Trieb vollkommen von Stacheln befreit worden war. Dieser wurde von den Kaninchen stark geschält, während der mit Stacheln versehene nach Verlauf von ein paar Tagen nur an einzelnen Stellen Fraßspuren aufwies. Jedoch scheinen die Kaninchen bald eine gewisse Fertigkeit im Entfernen der ihnen hinderlichen Stacheln zu erlangen, was wohl mit ein Grund dafür ist, daß man an manchen Orten die Rosen häufiger und in stärkerem Maße angegangen findet als an anderen Stellen, wo etwa ebensoviele Kaninchen leben. Das von mir in Gefangenschaft gehaltene Kaninchen schälte bald die mit Stacheln versehenen Rosentriebe ebensostark wie diejenigen, welche ihrer Stacheln beraubt waren. Den Hasen macht das Schälen stark bewehrter Rosentriebe zweifellos mehr Schwierigkeiten als den Kaninchen, welche wegen ihrer schmäleren Schnauze weniger Gefahr laufen sich zu stechen.

Sowohl bei den Rosen als auch bei den Brombeeren kann man die Beobachtung machen, daß sich die einzelnen Sorten hinsichtlich ihrer Stachelbekleidung und der Farbe ihrer Jahrestriebe wesentlich voneinander unterscheiden. So fand ich bei zwei nebeneinander stehenden Brombeersträuchern, daß die Triebe des einen nur wenige Stacheln und eine leuchtend grüne Farbe besaßen, während die des anderen Strauches ein dichtes Stachelkleid und rotbraun gefärbte Rinde zeigten. Auf die Tatsache aufmerksam gemacht, daß die stärker bewehrten Triebe sich durch angenehmer schmeckende Rinde auszeichnen — eine der zahlreichen wertvollen Anregungen, die ich Herrn Prof. Stahl zu verdanken habe —, legte ich zum Vergleich den wilden Kaninchen intakte und von Stacheln befreite Triebe dieser beiden Brombeerarten vor. Die mit Stacheln versehenen Triebe wurden von den Tieren kaum benagt. Von den ihrer Stacheln beraubten Trieben war der bräun-

liche nach einigen Tagen sehr stark geschält, während der hellgrüne nicht viel stärker angegangen war als die beiden intakten Triebe, ein untrüglicher Beweis dafür, daß die Rinde der stärker bewehrten Pflanze den Tieren mehr zusagte als die der auffälligeren, leichter zugänglichen Pflanze.

Daß die Stacheln der Rosen und Brombeeren auch als Schutzmittel gegen Verbiß in Frage kommen, unterliegt keinem Zweifel. Sonderbarerweise hat Delbrouck die Bedeutung der Stacheln als einer Schutzeinrichtung für die Rinden nicht erkannt, obwohl ihm doch auffallen konnte, daß die jungen Triebe an dem den Hasen und Kaninchen besonders ausgesetzten unteren Teil die dichteste Bestachelung zeigen.

Die Stacheln der Himbeeren gehören wie die der Brombeeren zu den Dermatogenstacheln. Sie fehlen vielen Sträuchern fast gänzlich und sind selbst da, wo sie in großer Zahl auftreten, zu schwach entwickelt, um als Schutzmittel der Rinden gegen Säugetiere in Betracht zu kommen.

Durch den Besitz von zweierlei Stechorganen zeichnen sich die Stachelbeersträucher aus. Die an den Internodien auftretenden, verhältnismäßig kurzen und dünnen Stacheln müssen den Periblemstacheln zugezählt werden, während die an der Anheftungsstelle der Blätter sitzenden als Uebergänge von den Trichomstacheln zu den Phyllomstacheln aufgefaßt werden können. Gegen Schälbeschädigungen durch Nager vermögen die Stechorgane der Stachelbeersträucher kaum einen Schutz zu gewähren.

Den Stacheln ähnliche Bildungen stellen die Dornen unserer Holzgewächse dar. Sie unterscheiden sich von den Stacheln dadurch, daß sie entweder bereits als selbständige Sprosse fungiert haben oder doch ihrer Anlage nach als solche fungieren könnten. Die Blattanlagen derartig umgebildeter Sprosse sind verkümmert oder durch Schwielen und Schuppen angedeutet. Von den häufiger vorkommenden einheimischen Holzgewächsen zeichnen sich der Weiß- und Schlehdorn sowie die wilden Apfel- und Birnbäume durch Dornenbildung aus. Wie bei den Phyllomstacheln so besteht auch bei den Dornen die Hauptaufgabe darin, den jungen Laubblättern eine Zeitlang Schutz zu gewähren. Doch erschweren auch die Dornen den Hasen und Kaninchen den Zutritt zu den jungen Pflanzen und bieten somit im Winter der Rinde einen gewissen Schutz gegen Schälbeschädigungen durch die genannten Tiere. Am Boden liegende, abgetrennte Schwarzdorntriebe werden von den Hasen und Kaninchen weit lieber benagt als die intakten Pflanzen,

was sicher zum Teil darauf zurückzuführen ist, daß die Tiere bei jenen leichter zwischen den Dornen hindurch zur Rinde gelangen können.

Daß die vier genannten Holzarten nicht oder nur sehr wenig dem Fegen durch Hirsche und Rehböcke ausgesetzt sind, ist zweifellos mit eine Folge der Dornenbildung, welche sich bei älteren Apfel- und Birnbäumen auch als Schutzmittel gegen Schälbeschädigungen zu erweisen vermag.

Sehr merkwürdig ist das unregelmäßige Auftreten der Dornen bei unseren Holzgewächsen. Nach Büsgen zeigen an schattigen Standorten erwachsene Schwarzdorne zuweilen überhaupt keine Dornenbildung, und Wiesner behauptet geradezu, daß bei vielen Holzgewächsen die Verdornung der Zweige eine Folge von zu großer Lichtintensität sei.

Aber nicht nur die zu Dornen umgebildeten oder mit solchen bewehrten Sprosse sind geeignet, dem Rot- und Rehwild das Schälen und Fegen zu erschweren; auch die den unteren Teil der Stämme umgebenden Aeste vermögen in dieser Beziehung nützlich zu werden. Wenn die im Schluß erwachsenen Bäume in besonders starkem Maße geschält und gefegt werden, so ist das zum guten Teile darauf zurückzuführen, daß bei diesen Bäumen die unteren Aeste infolge des Lichtmangels verkümmern oder doch frühzeitig absterben und beim Durchforsten des Bestandes entfernt werden, falls sie nicht bereits von den Holzsammlern abgetrennt worden sind.

Schleimzellen bei Linden und Ulmen.

Zu den selbst vom Kaninchen nur höchst selten geschälten Holzarten gehören auch die Linden, obwohl sie weder im Besitz eines unangenehm schmeckenden oder giftigen Rindenstoffes sind, noch sich durch starke und frühzeitige Periderm- oder Borkebildung auszeichnen. Dafür zeigt, wie bekannt, die Lindenrinde beim Zerkauen eine schleimige Beschaffenheit. Die Schleimzellen finden sich sowohl in der primären als in der sekundären Rinde, treten aber unterhalb der chlorophyllführenden Zellen der primären Rinde am zahlreichsten auf. Da mir erinnerlich war, daß sich die Schleime einiger Pflanzen als gute Schutzmittel gegenüber den Schnecken erweisen, so vermutete ich, daß auch die Linden ihre geringe Gefährdung durch Säugetiere dem Schleimgehalt ihrer Rinden verdanken. Um diese Vermutung auf ihre Richtigkeit zu prüfen, stellte ich folgende Fütterungsversuche an: Ich zerkleinerte

Lindenrinde, ließ sie in warmem Wasser etwas aufquellen und vermischte sie dann mit Kleie, um sie neben reiner Schlempe dem gefangenen Kaninchen zum Fressen vorzusetzen. Das Tier versuchte zwar die mit Lindenrinde versetzte Kleie, fand jedoch keinen Gefallen daran und hielt sich ausschließlich an die unvermischte Kleie. Ebenso zog es die mit reinem Wasser zurechtgemachte Schlempe derjenigen vor, welche mit dem ausgepreßten Schleim der Lindenrinde angerührt war. Ein ihm durch das Gitter seines Käfigs vorgehaltenes Spänchen Lindenrinde zerbiß das Kaninchen, ohne jedoch die Rinde zu verzehren. Meiner Ansicht nach ist der Schleim dem Tiere deshalb unangenehm, weil er im Munde das Wasser aufsaugt und dadurch sowohl das Kauen als das Schlucken erschwert.

In bezug auf die Menge des in der Rinde enthaltenen Schleimes stehen einige Ulmen den Linden ziemlich nahe. Das Kaninchen schälte die fast schleimfreien Aeste einer alten Feldulme, während es an Schleim reiche Ulmentriebe gleich denen der Linde selbst bei großem Hunger kaum benagte. Beimengung des Schleims bezw. der schleimhaltigen Rinde unter das Futter machte dasselbe dem Tier gleichfalls unangenehm. Es steht also sowohl für die Linde als auch für die Ulme eine Schutzwirkung des Schleims wenigstens dem Kaninchen gegenüber außer Frage. Auch die geringe Gefährdung der Linde durch die anderen Säugetiere ist aller Wahrscheinlichkeit nach auf den Schleimgehalt der Rinde zurückzuführen.

Das Vorkommen von Schleim in der Rinde einheimischer Holzgewächse ist nicht nur auf die Linden und Ulmen beschränkt, spielt jedoch bei den anderen Bäumen eine untergeordnete Rolle.

Notwendigkeit mechanischer Schutzmittel gegen andere schädliche Einflüsse.

Wie wir bei Betrachtung der Steinzellen und ihrer Schutzwirkung gesehen haben, erschweren diese Bildungen zwar dem Rotwild das Schälen der betreffenden Bäume, gewähren jedoch denselben keineswegs einen genügenden Schutz, am allerwenigsten gegenüber dem kräftigen Gebiß unserer Nager. Es gehören jedoch die Säugetiere noch zu den harmloseren Feinden vieler unserer Holzgewächse. Weit verderblicher vermögen manchen derselben die Insekten zu werden. Diesen Tieren gegenüber scheinen nun die Steinzellen einen verhältnismäßig guten Schutz für die Rinden

zu bieten [1]). Die Rinde der Tanne wird nämlich in nicht annähernd so hohem Maße von Insekten heimgesucht als die Rinde der Fichte und Kiefer. Auch Buche und Haine haben verhältnismäßig wenig unter den Insekten zu leiden. Die in der Rinde der Buchen auftretenden Ablagerungen von Kieselsäureanhydrid (SiO_2) scheinen die Steinzellen in ihrer Schutzwirkung den Insekten gegenüber zu unterstützen.

Ganz selbstverständlich erscheint es uns, daß die gegen Schälbeschädigungen durch Rotwild und Nager zum Teil sehr wirksamen Periderm- und Borkebildungen gleichzeitig ein vorzügliches Schutzmittel gegen Insekten und Pilze abgeben.

Vielleicht dient der dichte Korkmantel der Kirschbäume unter anderem auch dazu, die Pflanze vor der sogenannten Gummosis zu schützen, indem er das Eindringen des Coryneums erschwert, welches nach Beijerinck [2]) der Urheber der Bildung des Kirschgummis sein soll. Der in dünnen Lagen abblätternde Kork der Birken macht eine dauernde Ansiedelung von Pilzen, Algen und Flechten fast unmöglich [3]). Auch gegen Hagel erweist sich die Periderm- und Borkebildung nützlich. Endlich sei noch erwähnt, daß starke Borke die lebende Rinde gegen schwachen Eisgang zu schützen vermag.

V. Die chemischen Schutzmittel der Rinde.

Seit langer Zeit sind die Rinden verschiedener einheimischer Holzgewächse als Heilmittel im Gebrauch. Früher war die Verwendung von Rinden in der Heilkunde noch allgemeiner. So wandte man ehemals die Rinden gewisser Weidenarten häufig gegen Wechselfieber an. Einige Rinden finden jetzt noch als Diuretica, andere als Abführmittel Verwendung. Die chemische Untersuchung der Rinden ergab, daß ihre medizinischen Eigenschaften auf der Gegenwart gewisser Stoffe beruhen, die in ihrem Vorkommen meist auf ganz bestimmte Holzarten beschränkt sind.

---

1) An Birnen fand ich zuweilen unterhalb der wahrscheinlich durch Hagel hervorgerufenen Verletzungen ganze Nester von Steinzellen, welche vermutlich das Eindringen kleiner pflanzlicher und tierischer Schädlinge erschweren.

2) Beijerinck, Bot. Ztg., 1884, p. 135.

3) Dicke Ueberzüge von Algen und Flechten mögen wohl bis zu einem gewissen Grade das Rotwild vom Schälen der betreffenden Bäume abhalten.

Die Bezeichnungen der verschiedenen Rindenstoffe (Coniferin, Salicin, Populin, Daphnin, Frangulin, Sparteïn etc.) sind meist von dem Namen der Pflanzenfamilien oder Species abgeleitet, in denen sie vorkommen. Eine ganze Anzahl dieser Stoffe sind bereits isoliert sowie auf ihre Zusammensetzung und physiologische Wirkung hin untersucht worden. Auf Grund ihrer Zusammensetzung und ihrer chemischen Eigenschaften hat man die verschiedenen Rindenstoffe in mehrere Gruppen eingeteilt. Da sich einige dieser Stoffe im isolierten Zustande als starke Gifte erwiesen, so lag es nahe, ihnen die Bedeutung von Schutzmitteln gegen Tierfraß zuzuschreiben, obwohl die Erfahrung lehren mußte, daß nicht alle Rinden, welche giftige Stoffe enthalten, auch von der Tierwelt gemieden werden.

Um eine richtige Anschauung von der Wirkungsweise der verschiedenen Rindenstoffe zu bekommen, ist es nötig, die aus der Tatsache des Verschontbleibens gewisser Holzarten sich ergebenden Vermutungen durch geeignete Fütterungsversuche zu prüfen. Als Versuchstier benutzte ich ein wildes Kaninchen, dem ich für gewöhnlich Möhren, Gemüseabfälle und eine durch Aufweichen von Weizenkleie in Wasser hergestellte Schlempe als Futter verabreichte. Von Zeit zu Zeit wurden dem Tiere etwa fingerdicke Triebe verschiedener einheimischer Holzarten vorgelegt, um das Verhalten des Kaninchens zu studieren sowie seinem Bedürfnis nach Abnutzung der Zähne und nach gewissen in den Rinden enthaltenen Stoffen zu entsprechen. Da das Verschontbleiben einer Holzart auch auf dem Vorhandensein eines mechanischen Schutzmittels beruhen kann, so wurde von denjenigen Holzarten, gegen welche die Kaninchen im Freien oder in der Gefangenschaft eine erkennbare Abneigung zeigten, ein wäßriger Auszug der Rinde mit trockener Kleie vermengt und neben der mit reinem Leitungswasser angerührten Kleie dem Tiere vorgesetzt. Ferner wurden dem Kaninchen feingeschnittene Rindenspäne für sich oder mit feuchter Kleie vermengt dargeboten. Zeigte das Tier gegen die mit wäßrigem Rindenextrakt angerührte Schlempe einen sichtlichen Widerwillen, so war die Gegenwart eines oder mehrerer chemisch wirksamer Rindenstoffe sicher.

In einigen Fällen kostete das Kaninchen die Rinde bezw. die mit Rindenextrakt oder Rindenspänen versetzte Schlempe gar nicht, sondern wandte sich bereits nach dem Beschnuppern ab, um zu der reinen Schlempe oder zu einer anderen Holzart zurückzukehren. Dieses Verhalten zeigte gleichfalls das Vorhandensein

mindestens eines chemisch wirksamen Rindenstoffes an. Verschiedene Rindenstoffe zeichnen sich mehr durch ihren widerlichen Geruch als durch einen unangenehmen Geschmack aus. So verzehrte das Kaninchen eine ansehnliche Portion der Schlempe, die mit einem wäßrigen Auszug von Seidelbastrinde angerührt war, während die frische Rinde das Tier schon durch ihren Geruch vom Benagen abhielt.

Durch starken Geruch zeichnet sich auch die Rinde des schwarzen Holunders aus; doch besitzt bereits ein schwacher wäßriger Auszug derselben einen für das Kaninchen höchst unangenehmen Geschmack. Kleine Spänchen von grüner Holunderrinde wurden mit kaltem Wasser übergossen und die Flüssigkeit nach Verlauf einer halben Stunde zum Anrühren der Kleie verwandt. In verschiedenen Näpfen wurden die mit reinem Wasser und die mit dem Rindenextrakt zurechtgemachte Schlempe sowie die teilweise ausgelaugten Rindenspäne dem hungrigen Kaninchen vorgesetzt. Durch die grüne Farbe angelockt, wandte sich das Tier zuerst den Rindenspänen zu und beschnupperte sie, ohne jedoch davon zu kosten. Von der mit dem wäßrigen Auszug der Rinde versetzten Kleie, welche neben den Rindenspänen stand, verzehrte es eine kleine Menge. Als es aber die mit reinem Wasser zurechtgemachte Schlempe aufgefunden hatte, hielt es sich ausschließlich an diese. Innerhalb der nächsten 30 Minuten kehrte das Kaninchen mehrere Male zu den Rindenspänen zurück, ließ sie jedoch stets unberührt. Am folgenden Morgen war die mit reinem Wasser hergestellte Schlempe völlig aufgezehrt, während die Rindenspäne und die mit ihrem Extrakt angerührte Kleie von dem Kaninchen verschmäht worden waren. Die Gegenwart eines oder mehrerer chemischer Schutzmittel in der Rinde des schwarzen Holunders war damit erwiesen.

In der Regel macht sich die Schutzwirkung gewisser Rindenstoffe gegen mehrere Tiere zugleich geltend. So fand ich den Seidelbast von keinem der in Frage kommenden Säugetiere angegangen. Den schwarzen Holunder schält von diesen Tieren nur ein einziges, die Rötelmaus, und zwar mit ganz besonderer Vorliebe. Altum teilt in seinem Buche: „Unsere Mäuse in ihrer forstlichen Bedeutung“ aus dem Bericht eines Forstmeisters eine darauf bezügliche Stelle mit, die ich hier gleichfalls wörtlich folgen lassen will. Sie lautet: „Diese Nagerspecies (glareolus) hat an verschiedenen Stellen in umfangreichen Feld- und Wandrandgebüschen die daselbst befindlichen Fliedern, Sambucus nigra L., in

armdicken Stämmen von der Erde bis gegen die Spitze hin in diese Holzart geradezu vernichtender Weise weiß genagt und zwar mit Verschonung aller anderen an jenen Fraßorten noch befindlichen zahlreichen Holzarten (genau so, wie in Murchin) dergestalt, daß lediglich das zerstreut zwischen dem anderen Gesträuch umherstehende Fliedergebüsch, dieses aber ausnahmslos und gründlich in einer Anzahl von 20 und mehr Stöcken weit in die Ferne scheinend heimgesucht worden ist, so daß hieraus auf eine ganz besondere Vorliebe der Rötelmaus für die Rinde von Sambucus nigra geschlossen werden darf. Daß sie der wirkliche und alleinige Urheber der gedachten Beschädigungen gewesen, ließ sich schon aus der Art und Weise der Benagungen schließen, ist aber durch Einfangen und Untersuchung des Mageninhalts einer Anzahl von Rötelmäusen (sowohl an Schwarzkiefern, wie) an Fliedern mit Bestimmtheit konstatiert." — Berichte aus anderen Revieren und eigene Beobachtungen Altums bestätigten die Richtigkeit dieser Mitteilung. Derselbe Rindenstoff, welcher andere Tiere vom Schälen und Verbeißen des schwarzen Holunders abhält, scheint die Vorliebe der Rötelmaus für diese Pflanze zu bedingen; denn auf andere Weise läßt sich meiner Meinung nach das Verschontbleiben aller übrigen in der Nähe stehenden Holzarten kaum erklären. Auch die ausgesprochene Vorliebe der Hasen und Kaninchen für Robinie, Goldregen und Besenstrauch erscheint recht auffallend, wenn man bedenkt, daß die übrigen Säugetiere die Rinde dieser drei Holzarten meist gänzlich verschonen [1]).

Die große Vorliebe der Hasen und Kaninchen für Robinienrinde ist wohl auf deren angenehmen, an rohe Bohnen erinnernden Geschmack zurückzuführen; daß aber diese Tiere auch die widerlich bitter schmeckende Rinde des Besenstrauchs gerne angehen, erscheint uns unbegreiflich; doch darf man nicht vergessen, daß der Geschmack der Hasen und Kaninchen sowie der übrigen Rinden nagenden Tiere sich mit dem unsrigen überhaupt kaum vergleichen läßt. Sowohl im Freien als in der Gefangenschaft wurden Faulbaum und Sauerdorn vom Kaninchen benagt, obwohl beide Holzarten sich durch eine äußerst widerlich schmeckende Rinde auszeichnen. Da dem gefangenen Kaninchen gleichzeitig andere, unserem Geschmack weit angenehmere Holz- bezw. Rindenarten zur Verfügung standen, und das Tier auch die mit einem wäßrigen Auszug von Berberitzenrinde angerührte Kleie mit dem

1) Altum berichtet von einem Mäusefraß am Besenstrauch.

gleichen Behagen zu verzehren schien wie die mit reinem Wasser zurechtgemachte Schlempe, so kam ich zu der Annahme, daß der Genuß derartiger Rinden von Zeit zu Zeit dem Kaninchen angenehm, wenn nicht gar zuträglich sein muß. Daß bei dem gefangenen Kaninchen die Vorliebe für stark bitter schmeckende Rinden noch größer war als bei den in Freiheit lebenden Tieren, erklärt sich wohl aus dem Umstand, daß die natürliche Aesung der letzteren reicher an bitteren Stoffen ist als die Nahrung, welche jenem für gewöhnlich geboten wurde. Vielleicht versuchen die Kaninchen durch den Genuß widerlich schmeckender Rinden die bei ihnen meist zahlreich vorhandenen Darmparasiten zu vertreiben [1]).

Mehrere vom Kaninchen genossene Rinden bezw. die aus denselben isolierbaren Stoffe zeichnen sich durch starke physiologische Wirkungen aus. Frische Faulbaumrinde wirkt beim Menschen brechenerregend, und das aus dem Besenginster isolierbare Sparteïn soll zu 0,25 Kaninchen in 3 Stunden töten. Daß trotzdem die frische Rinde und die jungen Triebe des Besenginsters sowohl vom Kaninchen als auch vom Hasen scheinbar ohne üble Folgen genossen werden können, hängt zweifellos damit zusammen, daß das Sparteïn nur in geringen Mengen (nach Schmidt zu 0,0004 Proz.) im Besenginster enthalten ist. Vielleicht findet es sich auch in der Pflanze an Stoffe gebunden, welche seine toxische Wirkung ganz oder teilweise aufheben. Endlich wäre es möglich, daß sich im Munde oder im Magen des Tieres schwer lösliche Verbindungen dieses Giftes bildeten. Den meisten Pflanzengiften gegenüber erweisen sich die Kaninchen viel weniger empfindlich als fleischfressende Säugetiere, z. B. als Hunde und Katzen, was man durch Ermittelung der eben zum Tode führenden Dosen sowie durch exakte Messungen der Frequenz und Stärke von Puls und Atem festgestellt hat. Geringe Empfindlichkeit gegen giftige Rindenstoffe ist aber für Tiere, welche zu gewissen Zeiten fast nur auf Rindennahrung angewiesen sind, unzweifelhaft von großem Wert.

Die vom Rehwild gefegten Laubhölzer zeichnen sich fast sämtlich durch den Besitz einer stark riechenden oder auffallend bitter schmeckenden Rinde aus, weshalb man wohl zu der Annahme berechtigt ist, daß die Gegenwart gewisser Rindenstoffe das Rehwild

---

1) In den Eingeweiden eines nach etwa achttägiger Gefangenschaft verendeten wilden Kaninchens fand sich neben zahlreichen kleineren Würmern ein ziemlich großer Bandwurm.

geradezu zum Fegen veranlaßt. In einem forstlichen Werke fand ich die Ansicht ausgesprochen, daß das Rot- und Rehwild vornehmlich solche Holzarten fege, deren Rinde seinem Geweih eine schöne braune Farbe zu verleihen vermag. Ich selbst habe durch Rehwild verübte Fegeschäden in größerer Anzahl beim roten Holunder beobachtet.

Vorkommen, Charakteristik und Schutzwirkung der verschiedenen Rindenstoffe.

Die in den Rinden unserer Holzgewächse vorkommenden Rindenstoffe sind erst zum Teil eingehend untersucht worden, doch wollen wir dieselben bei der Betrachtung ihrer Schutzwirkung dem chemischen Charakter nach gruppieren, soweit derselbe bereits erkannt ist.

1. Gerbsäuren.

Zu den verbreitetsten Rindenstoffen gehören ohne Frage die Gerbsäuren. Sie finden sich auch in den Stengeln und Blättern der Krautpflanzen in größerer oder geringerer Menge. Die Aufgabe, welche ihnen im Stoffwechsel zufällt, ist noch nicht genau erkannt worden; sicher festgestellt ist dagegen die hohe biologische Bedeutung der Gerbsäuren. Sie schützen nicht nur tote Pflanzenteile, wie das Kernholz und die Borke, vor Zersetzung, sondern verleihen auch lebenden Pflanzenzellen einen wirksamen Schutz gegen gewisse Schädlinge aus der Tierwelt. Stahl hat nachgewiesen, daß eine große Anzahl von Pflanzen lediglich infolge ihres Gehalts an Gerbsäuren von den omnivoren Schnecken verschont bleiben.

Gegen die Angriffe des Wildes bieten die in den Rinden der Bäume und Sträucher oft in großen Mengen enthaltenen Gerbstoffe keinen Schutz; ja sie veranlassen sogar einige Wildarten zum Schälen, was von mir in der Einleitung ausdrücklich hervorgehoben wurde. Die besonders gerbstoffreiche Rinde der Fichte und Eiche wird vom Rotwild am stärksten angegangen. Auch die Nager verzehren viele Rindenarten, welche beträchtliche Mengen von Gerbstoff enthalten. Den Kaninchen scheinen Gerbsäuren in gewissen Mengen angenehm und zuträglich zu sein, was ich aus der Tatsache schließe, daß von dem gefangenen Kaninchen Eichentriebe auffallend gern benagt wurden, während man im Freien, wenn die Tiere eine genügende Auswahl an Holzarten haben,

durch Kaninchen geschälte Eichentriebe nicht allzu häufig findet. Wahrscheinlich veranlaßte der Mangel an gerbstoffhaltigen Kräutern das gefangene Tier zu stärkerem Benagen der Eichentriebe. Wie wenig empfindlich die Kaninchen selbst gegen größere Mengen Gerbsäure sind, geht daraus hervor, daß 3—4 gr Tannin bei diesen Tieren höchstens hartnäckige Verstopfung bewirken, und der Tod nur nach Verabfolgung sehr großer Dosen eintritt. Recht erhebliche Mengen Gerbsäure nehmen die Elche und Biber zu sich, deren gewöhnliche Aesung in den Trieben und der Rinde stark gerbstoffhaltiger Holzarten besteht.

Hempel und Wilhelm[1]) geben den Gerbstoffgehalt einiger Rinden an.

Es beträgt nach ihnen:

bei der	Fichte	8	Proz.
„ „	Tanne	6	„
„ „	Buche	2	„
„ „	Birke	3	„
„ „	Schwarzerle	14—16	„
„ „	Grauerle	16	„
„ „	Eiche	15—20	„
„ „	Bruchweide	9	„
„ „	Roßkastanie	1,8—2	„
„ „	Eberesche	20	„
„ „	Schlehe	3	„

Auch die Rinden der Pappeln und der Feldrüster besitzen einen erheblichen Gerbstoffgehalt und finden deshalb bisweilen zum Gerben Verwendung.

Die Gerbsäuren der verschiedenen Holzgewächse besitzen durchaus nicht gleiche Zusammensetzung und gleiche Eigenschaften. Schmidt (Pharmazeutische Chemie, 1901) unterscheidet: Eichenrindengerbsäure, Eichenholzgerbsäure, Weidengerbsäure, Fichtenrindengerbsäure und Kastaniengerbsäure. Oser und Grabowski[2]) bezeichnen die „Eichengerbsäure“ als eine amorphe, gelbbraune Masse von der Formel $C_{20}H_{20}O_{11}$, während Schmidt als Formel der Fichtenrindengerbsäure $C_{21}H_{20}O_{10}$ angibt. Verschieden von den genannten Gerbsäuren ist das Tannin, die Galläpfelgerbsäure (Gallussäure) oder Gerbsäure im gewöhnlichen Sinn des Wortes. Sie ist nach Husemann mit Sicherheit nur in den asiatischen und

1) Vgl. die Angaben bei Büsgen und bei Czapek.
2) Aus Husemann.

türkischen Galläpfeln nachgewiesen [1]) und im reinen Zustande farblos und von zusammenziehendem, aber nicht bitterem Geschmack. Tannin wirkt adstringierend wegen seiner chemischen Affinität zu Leim und Eiweiß und der Anziehung von Wasser aus den Geweben. Größere Dosen davon gerben die Schleimhäute des Magens und der Gedärme. Die Wirkung der genannten Rindengerbsäuren weicht von der des Tannins nicht erheblich ab.

2. Bitterstoffe.

Den Gerbsäuren stehen die Bitterstoffe ihrer physiologischen Wirkung nach am nächsten. In noch höherem Maße als jene zeichnen sie sich durch die Fähigkeit aus, Gärungsprozesse zu verzögern, wodurch sie für die Pflanzenwelt eine hohe Bedeutung erlangen. Für verschiedene Krautpflanzen (Gentiana, Polygala amara, Menyanthes trifoliata) bilden die Bitterstoffe ein wirksames Schutzmittel gegen Schnecken. In den Rinden unserer Holzgewächse scheinen sie verhältnismäßig selten vorzukommen; wenigstens fand ich in der von mir benutzten Literatur nur zwei Rindenbitterstoffe, das im Weißdorn vorkommende Oxycanthin und das Scoparin des Besenginsters erwähnt [2]). Gegen Hasen und Kaninchen bieten diese beiden Bitterstoffe keinen Schutz, was aus der Tatsache hervorgeht, daß sowohl der Besenginster als auch der Weißdorn von diesen Tieren in erheblichem Grade geschält bezw. verbissen werden. Vielleicht hängt die Vorliebe der Hasen und Kaninchen für die genannten Holzarten mit der appetitsteigernden Wirkung der beiden Bitterstoffe zusammen [3]). Als besondere Eigentümlichkeit des Scoparins sei noch seine diuretische Wirkung erwähnt, der es seine Anwendung gegen Wassersucht verdankt. Die Rolle, welche die Bitterstoffe im Stoffwechsel spielen, ist noch unbekannt, ebenso ist nach Husemanns Urteil eine genaue chemische Charakterisierung dieser Stoffe zurzeit unmöglich.

---

1) Nach Gilg findet sich „Gallussäure" auch in der Rinde unserer Eichenarten.

2) Czapek erwähnt einen Bitterstoff „Viburnin" aus der Rinde des gemeinen Schneeballs.

3) Diese Wirkung gründet sich wahrscheinlich auf den auf die Magenschleimhaut ausgeübten Reiz und die damit in Zusammenhang stehende reflektorische Vermehrung der Magensaftsekretion, wodurch die an sich die Eiweißverdauung verlangsamende Wirkung der Bitterstoffe überkompensiert wird.

3. Alkaloide.

Besser als die Bitterstoffe sind die Alkaloide ihrem chemischen Charakter nach bekannt, wenn auch zugegeben werden muß, daß man über ihre Rolle im Stoffwechsel noch nicht im Klaren ist. Als Alkaloide oder Pflanzenbasen bezeichnet man eine Anzahl eigentümlicher, meist durch hervorragende physiologische Wirkungen ausgezeichneter Pflanzenstoffe, welche an Elementarbestandteilen außer Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, von denen der letztere auch fehlen kann, stets Stickstoff enthalten und sämtliche Eigenschaften einer Base besitzen. Das in den reifen Samen des Goldregens enthaltene Alkaloid Cytisin vermag sogar in der Kälte Ammoniak in Freiheit zu setzen.

Da die meisten Alkaloide für den tierischen Körper heftige Gifte sind, so vermögen sie wohl den betreffenden Pflanzenteilen einen gewissen Schutz zu gewähren. Von den nichtbasischen Pflanzenstoffen unterscheiden sie sich im allgemeinen durch das Vorwalten entfernter, auf das Nervensystem gerichteter Wirkungen. Ueber den Grund ihrer besonders kräftigen Aktion und über die Abhängigkeit derselben von ihrer chemischen Konstitution ist man noch nicht genügend unterrichtet. Auch die durch die Alkaloide hervorgerufenen Veränderungen im Nervensystem, welche man als Grund ihrer neurotischen Wirkung anzusehen hat, sind bis jetzt noch nicht aufgeklärt. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind als Angriffspunkt die den Hauptbestandteil des Achsenzylinders und der Nervenzellen bildenden eiweißartigen Körper anzusehen.

Zu den Alkaloiden gehört das bereits erwähnte Sparteïn des Besenginsters. Es bewirkt in genügend großer Dosis (siehe oben) bei Warmblütlern den Tod durch Lähmung des Atemzentrums. Kleinere Mengen davon bewirken eine Art Berauschungszustand, dem eine mehrstündige Betäubung folgt. Die Wirkung des Besenginsters auf die Diurese soll auch zum Teil auf dem Sparteïngehalt beruhen. Ueber die wahrscheinlichen Gründe für die Tatsache, daß Hasen und Kaninchen den Besenginster ohne sichtlichen Nachteil schälen und verbeißen, habe ich bereits auf p. 38 einige Andeutungen gemacht. Vielleicht wird die Schädlichkeit des Sparteïns durch die in der Rindennahrung der Tiere enthaltenen Gerbsäuren zum Teil aufgehoben; denn bekanntlich wendet man bei Vergiftungen durch Alkaloide als Antidot Tannin an, welches die betreffenden Pflanzenbasen als schwerlösliche Tannate fällt.

Auch die beiden Alkaloide der Sauerdornrinde, das Ber-

beridin[1]) und Oxycanthin (nicht mit dem Bitterstoff gleichen Namens zu verwechseln) scheinen als Rindenschutzmittel den Kaninchen gegenüber wenig in Frage zu kommen, was aus den bereits mitgeteilten Beobachtungen und Fütterungsversuchen hervorgeht. Reines Berberidin bildet gelbe, glänzende Nädelchen von bitterem Geschmack und vermag Kaninchen zu 0,5—1,0 vom Unterhautgewebe her zu töten. Das Oxycanthin findet sich hauptsächlich in der Wurzelrinde des Sauerdorns, wo außerdem noch das Alkaloïd Berbamin vorkommt, für welches SCHMIDT die Formel $C_{18}H_{14}NO_3 + 2\,aq.$ angibt.

Aus den Blättern und Samen der Eibe ist ein Alkaloid isoliert worden, welches den Namen Taxin führt und nach SCHMIDT die Formel $C_{37}H_{51}NO_{10}$ besitzt. Es wird durch Extraktion der Blätter mittels Aether gewonnen und ist in reinem Zustande ein weißes, kristallinisches Pulver, das sich nur wenig in Wasser löst. Nach BORCHERS bedingt Taxin bei Fröschen, Kaninchen, Katzen und Hunden starkes Sinken der Atemfrequenz und Herzaktion, Dyspnoe, terminale Konvulsionen und Tod durch Erstickung, der nach Infusion von 0,02 bei Kaninchen in $^3/_4$ Stunden eintritt. Nach den Angaben von HESS soll der Hase die Eibe mit Vorliebe verbeißen und auch das Reh diese Holzart angehen; andererseits aber ist bekannt, daß Pferde nach dem Genuß von Eibenzweigen verendeten. Von den bei uns vorkommenden Nadelhölzern schälte das Kaninchen in der Gefangenschaft die Eibe zuerst und unter Verschonung aller übrigen Coniferentriebe; doch fand ich in der Literatur nirgends angegeben, daß das Taxin in der Rinde der Eibe nachgewiesen sei[2]). Da ich annehmen muß, daß mir im Winter 1907—1908 ein wildes Kaninchen infolge des Genusses von Eibenblättern zugrunde gegangen ist, und mir im vergangenen Winter nur ein einziges wildes Kaninchen zur Verfügung stand, so habe ich demselben bis jetzt noch keine Taxusnadeln vorgelegt, will aber bei Gelegenheit einen diesbezüglichen Versuch noch ausführen, um über die Schutzwirkung des Taxins eine richtige Vorstellung zu bekommen.

Ein noch nicht näher charakterisiertes Alkaloid, Sambucin, ist von MALMÉJAC aus der Rinde des schwarzen Holunders dargestellt worden. In derselben Holzart will DE SANTIS das bekannte Alkaloid Coniin festgestellt haben. Ob eine dieser beiden Pflanzenbasen den Grund dafür bildet, daß der schwarze Holunder

1) CZAPEK nennt es „Berberin“.
2) Außer in der Rinde ganz junger, grüner Triebe.

von allen Rindennagern mit Ausnahme der Rötelmans verschont bleibt, oder ob ein anderer Rindenstoff die Rolle des Schutzmittels übernimmt, vermag ich nicht zu entscheiden.

Endlich sei noch erwähnt, daß nach DRAGENDORFF die Waldrebe, Clematis vitalba, neben dem scharf nach Rettig riechenden, sogenannten Clematiskampfer (einer dem Anemonekampfer ähnlichen oder identischen Substanz) das Alkaloid Clematin enthält. Daß diese Pflanze von den Nagetieren nur selten geschält wird, ist meiner Ansicht nach weniger dem scharfen Geschmack ihrer Rinde als dem Vorhandensein einer verhältnismäßig dicken „Ringelborke" zuzuschreiben. In der Nähe von Kösen fand ich auch die Waldrebe vom Kaninchen benagt. Mein Kaninchen benagte nicht nur alte Triebe, sondern verzehrte auch die durch viel schärferen Geschmack ausgezeichneten jungen Triebe. Mit dem Rindenextrakt der Waldrebe angerührte Kleie wurde gleichfalls von dem Tier verzehrt.

4. Glykoside.

Nächst den Alkaloiden kommt die intensivste physiologische Wirkung ohne Zweifel den Glykosiden zu, unter denen in bezug auf ihre Giftigkeit einige sogar höher stehen als manche Pflanzenbasen. Wie diese, so besitzen mehrere Glykoside eine entfernte Wirkung auf das Nervensystem; andererseits bewirken sehr viele Glykoside, daß die Herztätigkeit vor der Atmung erlischt, eine Erscheinung, welche nur durch wenige Alkaloide hervorgerufen wird. Auch die erregende Wirkung auf im Hirn und verlängerten Mark belegene sogenannte Krampfzentren kommt nur einigen Pflanzenbasen zu. In den tierischen Organismus gebracht, unterliegen die Glykoside weit bedeutenderen Veränderungen als die Alkaloide, welche man in den Sekreten verhältnismäßig leicht nachzuweisen vermag.

Ueber die Bedeutung der Glykoside im Stoffwechsel der Pflanze und ihre chemische Beschaffenheit schreibt NOLL[1]: „Im Unklaren ist man auch noch über die Rolle der Glukoside, wasserlöslichen Verbindungen von Zuckern mit verschiedenartigen Stoffen, die durch Fermente oder verdünnte Säuren leicht zerlegt werden, wobei meist unter Wasseraufnahme neben anderen Spaltungsprodukten Glukosen entstehen. Es wäre denkbar, daß es sich bei Bildung der Glukoside (und Gerbstoffe) um lokale Bindung derartiger, sonst leicht diosmierender Stoffe handelte. Ist doch auch das als Reserve-

1) STRASBURGER, Lehrbuch der Botanik, 7. Aufl., p. 184.

stoff dienende Polysaccharid Stärke, gleich der Cellulose, ein Glukosid der Zuckerarten selbst." HUSEMANN behauptet, daß die Glykoside als zuckerbildende Materialien bei der Ernährung der Pflanze eine Rolle spielen.

Von den in den Rinden unserer Holzgewächse vorkommenden Glykosiden besitzt das Daphnin unzweifelhaft die stärkste physiologische Wirkung. Als Formel für das Daphnin gibt HUSEMANN $C_{15}H_{16}O_9 + 2$ aq. an. Daß das Wild den Seidelbast ängstlich meidet, ist aller Wahrscheinlichkeit nach auf den Daphningehalt dieser Pflanze zurückzuführen. Die relativ größte Menge des Glykosids findet sich im Parenchym der Rinde. Ein auffälliger Geschmack kommt dem Daphnin nicht zu, dagegen verursacht es schon in minimalen Mengen beim Menschen eine starke Reizung der Rachenschleimhäute, wovon ich mich selbst überzeugte, als ich an der frischen Schnittfläche eines Seidelbasttriebes leckte.

Das dem Daphnin in chemischer Beziehung nahe verwandte Glykosid Aesculin scheint in physiologischer Hinsicht wenig wirksam zu sein, da die Roßkastanie, in deren Rinde es hauptsächlich vorkommt, vom Kaninchen mit Vorliebe geschält wird. Ebenso vermag das Frangulin des Faulbaums nicht vor Schälbeschädigungen durch diese Nager zu schützen. Anderen Tieren gegenüber gewähren das Aesculin und das Frangulin vielleicht einen gewissen Schutz.

Das für die Esche charakteristische Glykosid Fraxin, welches sich übrigens auch in der Roßkastanienrinde findet, scheint überhaupt nicht als Schutzmittel in Betracht zu kommen; denn bekanntlich wird die Esche von fast allen Säugetieren in empfindlichstem Maße geschält. Ebensowenig vermag das stark bitter schmeckende Salicin, welches in der Rinde vieler Weidenarten und einiger Pappeln vorkommt und nur in größeren Dosen eine leicht toxische Wirkung besitzt, die betreffenden Holzarten vor Schälbeschädigungen zu schützen.

Das Glykosid Populin ($C_{20}H_{22}O_8$), ein für die Pappeln charakteristischer Rindenstoff, der indes nach CZAPEK auch in der Purpurweide festgestellt worden ist und gleich dem im Cambialsaft der Nadelhölzer vorkommenden Coniferin einen süßen Geschmack besitzt, erweist sich wie dieses Glykosid den meisten Rindennagern gegenüber gänzlich unwirksam.

Die Nadeln der Fichte, welche bekanntermaßen unter dem Verbiß stark zu leiden hat, enthalten nach TANRET[1]) das Glykosid

1) C. TANRET, Compt. rend., T. CXIX, p. 80, 158 (1894).

Picein ($C_{14}H_{18}O_7$ + aq.), welchem jedoch ebensowenig eine Schutzwirkung zuzukommen scheint wie dem in der Rinde und den Nadeln verschiedener Coniferen enthaltenen Pinipikrin.

Ein dem Namen nach unbekanntes Glykosid bildet nach Meyer[1]) den wirksamen Bestandteil der gegen Wassersucht benutzten Rinde des Spindelbaums, Evonymus europaea. Zu $^1/_{10}$ bis $^1/_{15}$ mg soll es systolischen Stillstand des Froschherzens bewirken. Als Schutzmittel gegen Rindenbeschädigungen ist es vielleicht einigen Säugetieren gegenüber wirksam, während jedoch das Kaninchen und die Rötelmaus den Spindelbaum zuweilen in erheblichem Maße schälen.

Eine besondere Stellung nehmen diejenigen Glykoside ein, welche unter Einwirkung hydrolytisch wirkender Stoffe Blausäure abspalten. Am bekanntesten ist das in Amygdalaceen auftretende Amygdalin, neben welchem sich in den Mandelsamen das Enzym Emulsin findet, von dem das Glykosid in Blausäure, Benzaldehyd (Bittermandelöl) und Zucker zerlegt wird ($C_{20}H_{27}NO_{11} + 2\,H_2O = CNH + C_6H_5COH + 2\,C_6H_{12}O_6$). Man kennt jetzt eine ganze Anzahl glykosidischer Pflanzenstoffe, welche sich an das Amygdalin anschließen lassen, und unter ihnen befinden sich auch solche aus den Rinden einheimischer Holzgewächse. Schon im Anfang des vorigen Jahrhunderts stellte Bergemann Blausäure aus der Rinde der Traubenkirsche dar. Von Winckler wurde festgestellt, daß das in der Rinde von Prunus padus enthaltene Glykosid nicht kristallisierbar ist wie das aus den bitteren Mandeln hergestellte Amygdalin, sondern eine amorphe Beschaffenheit zeigt. Lehmann[2]) nennt es Laurocerasin und gibt an, daß es eine Verbindung von 1 Aequ. Amygdalin und 1 Aequ. Amygdalinsäure darstelle. Sehr reich an Laurocerasin fand Lehmann die Blatt- und Blütenknospen der Traubenkirsche, während die ausgewachsenen Blätter und die Wurzelrinde weniger von dem Glykosid enthielten als die Stammrinde. Im Cambium und Jungholz stellte er ebenfalls Laurocerasin fest. In den reifen Samen der Pomaceen fand Lehmann fast stets nur Amygdalin, während in den unreifen Samen auch Laurocerasin zugegen war. Bei der Vogelkirsche und Sauerkirsche, der Zwetsche, dem Schwarzdorn[3]), dem wilden Birnbaum sowie

1) H. Meyer, Arch. exp. Path. Bd. XVI, p. 163.

2) Lehmann, Justs bot. Jahresber., Bd. II, 1874, p. 823; Pharm. Ztg. f. Rußland, 1885, p. 352.

3) Nach Dragendorff enthält die Rinde des Schwarzdorns ein Blausäure lieferndes Glykosid, dessen Namen ich jedoch nicht angegeben fand.

dem wilden und kultivierten Apfelbaum konnte LEHMANN in der Rinde, den Blättern und Blattknospen weder Amygdalin noch Laurocerasin feststellen.

Wenn man die Rinde der Vogelkirsche zwischen den Fingern zerreibt oder in kleine Stückchen zerschneidet, so kann man deutlich den Geruch des Bittermandelöls wahrnehmen, dessen Auftreten zugleich die Bildung von Blausäure anzeigt. Dem Wasser teilt die Rinde von Prunus padus sehr bald den Geruch und Geschmack des Benzaldehyd mit. Die mit einem starken wäßrigen Auszug von Traubenkirschenrinde angerührte Kleie schien indessen meinem Kaninchen ebenso zu munden wie die mit reinem Wasser zurechtgemachte Schlempe; ja ich hatte bei meinem zweiten Versuch sogar den Eindruck, als ob der Zusatz des Rindenextraktes dem Tiere dieses Futter noch angenehmer gemacht hätte. Von einem durch das Gitter hindurch in den Käfig gehaltenen Traubenkirschentrieb riß das Kaninchen sofort ein Stück Rinde ab und verzehrte es scheinbar mit Behagen. Auch fand ich in den Anlagen vor der Rudelsburg mehrere vom Kaninchen stark geschälte Traubenkirschenschößlinge. Es kann somit der Gehalt der Rinde von Prunus padus an Laurocerasin [1]) bezw. Blausäure und Bittermandelöl wenigstens den Kaninchen gegenüber einen Schutz vor Schälbeschädigungen kaum bieten. Ueber Rindenbeschädigungen der Traubenkirsche durch andere Säugetiere fand ich in der von mir benutzten Literatur nirgends etwas angegeben, was indessen vielleicht mit der Seltenheit dieser Holzart zusammenhängt.

In den Blättern und jungen Trieben von Sambucus nigra entdeckte GUIGNARD [2]) ein Blausäure abspaltendes Glykosid [3]), das er später mit Amygdalin identisch erklärte; doch beruht die Tatsache, daß der schwarze Holunder von allen Säugetieren mit Ausnahme der Rötelmaus verschont bleibt, aller Wahrscheinlichkeit nach auf der Gegenwart eines anderen Rindenstoffes.

Die Zahl der in den Rinden unserer Holzgewächse vorkommenden Glykoside ist weit größer als die der Pflanzenbasen; doch werden voraussichtlich noch mehrere Glykoside, vielleicht auch einige Alkaloide und Bitterstoffe in den Rinden einheimischer Bäume und Sträucher aufgefunden werden. Verschiedene Holz-

---

1) Der Gehalt der Traubenkirschenrinde an Glykosid beträgt nach JOUCK 0,5 Proz. der Droge.

2) L. GUIGNARD, vgl. Bot. Centralbl., Bd. CI, p. 281.

3) In den Blättern und jungen Trieben der roten Johannisbeere wurde gleichfalls ein Blausäure lieferndes Glykosid festgestellt.

arten, z. B. die Eberesche und der Kirschbaum, besitzen eine Rinde von äußerst widerlichem Geschmack, ohne daß man genau weiß, auf welche Bestandteile derselbe zurückzuführen ist. Eine eingehende Untersuchung der in den Rinden dieser beiden Holzarten enthaltenen Stoffe würde sich zweifellos lohnen.

5. Pflanzensäuren.

Pflanzensäuren — abgesehen von den Gerbsäuren und Harzsäuren — finden sich hauptsächlich in den Rinden und Nadeln der Coniferen. Als Schutzmittel gegen Schälbeschädigungen und Verbiß kommen sie meiner Ansicht nach nicht in Betracht, weshalb ich mir ihre Aufzählung ersparen will.

6. Harze und ätherische Oele.

Die Mehrzahl unserer Coniferen unterscheidet sich von den Laubhölzern durch ihren reichen Harzgehalt in Holz, Rinde und Blättern. „Nach Mayr[1]) bildet sich das Harz nur im Inneren lebender Zellen, und so findet es sich auch in Gestalt kleiner Tröpfchen in sämtlichen Parenchymzellen des Holzes und in den „Querparenchymzellen" der Rinde der Abietineen, d. h. in den Zellen der Holz- und Rindenmarkstrahlen; ferner tritt es auf in den vom Korkcambium nach dem Bauminneren hin erzeugten lebenden Rindenzellen, dem Parenchym der Kiefernadeln und den Schließzellen ihrer Spaltöffnungen, während alle sonstigen Oberhautzellen von Harz frei bleiben. Aus den lebenden Zellen kann das Harz in äußerst kleinen Teilchen durch die feste Zellwand hindurch in Zellzwischenräume heraustreten, solange jene noch im Wachstum begriffen sind[2])." „Die Unterschiede im Harzgehalt der verschiedenen Coniferengattungen beruhen auf der Zahl und Größe ihrer Harzkanäle. Es sind dies zwischen den Zellen verlaufende, durch Auseinanderweichen benachbarter Zellen entstandene Hohlräume, welche schon während ihrer Bildung von jenen Zellen her mit Harz erfüllt werden." Mayr unterscheidet ein äußeres und ein inneres Harzkanalsystem. Das erstere verläuft in der ursprünglichen Rinde der jungen Triebe und geht verloren, sobald

1) Tschirch hält verschleimte Partien der Zellenmembranen für den Ort der Entstehung der Harze. Vgl. Czapek, Bd. II, p. 629 u. 630.

2) Die wörtlich angeführten Stellen sind dem bereits genannten Werke von Büsgen entnommen.

die Borkebildung anhebt. „Das innere Harzkanalsystem verläuft zwischen den Produkten des Cambiums. Vertikale Gänge durchziehen das Holz, horizontale erstrecken sich, von jenen ausgehend, mit und in den Markstrahlen vom Holz in die Rinde, ohne aber hier in Verbindung mit dem äußeren Harzgangsystem zu treten. Die vertikalen Gänge eines und desselben Jahresringes können seitlich miteinander in Verbindung stehen, die verschiedener Jahresringe nicht.“ Keiner dieser Gänge verläuft von der Spitze bis zur Wurzel, sondern ihre Länge beträgt in der Regel nur einige Dezimeter und ist in der unteren Stammhälfte durchschnittlich doppelt so groß als in dem oberen Teile des Schaftes. Tanne und Wachholder besitzen keine senkrechten Harzgänge im Holz; bei ihnen ist das Vorkommen des Harzes im Holz auf die parenchymatischen Elemente beschränkt. „Das Harz entfließt jeder Wunde leicht, da es in den Kanälen unter einem starken Drucke steht, und bei der Fichte, Kiefer und Lärche auf einem Quadratcentimeter Außenfläche des äußersten Jahresringes durchschnittlich über 60 Harzkanäle ausmünden. Im Winter sind die letzteren durch das Cambium verschlossen, in ähnlicher Weise wie sie durch Zellwucherungen (Thyllen) verschlossen werden, wenn während der Borkenbildung ein Korkcambium sie anschneidet.“

Die Harze stellen Gemenge stickstofffreier, sehr kohlenstoffreicher und an Sauerstoff armer Körper dar (eigentliche Harze), welche in Terpentinöl gelöst sind. Als Terpentinöl bezeichnet man die in unseren Coniferen vorkommenden ätherischen Oele, welche Gemenge von Kohlenwasserstoffen der Formel $C_{10}H_{16}$, sogenannten Terpenen oder Camphenen darstellen. Das Harz der Tanne ist (nach Husemann) am flüssigsten; es enthält ca. 24 Proz. ätherisches Oel; das der Lärche ist am wenigsten flüssig, da es nur zu 15 Proz. aus Terpentinöl besteht. Dem Tannenharz steht das Kiefernharz in bezug auf Leichtflüssigkeit am nächsten. An der Luft verdunsten die ätherischen Oele allmählich, und das eigentliche Harz bleibt als harte Masse zurück.

Ueber die Entstehung der eigentlichen Harze schreibt Czapek [1]: „Sie sind großenteils sicher im normalen Stoffwechsel erzeugte Substanzen, was hinsichtlich der Coniferenharzsäuren und anderen wohl außer Zweifel steht, zum Teil werden sie, wie aus den Untersuchungen von Tschirch über verschiedene Exkrete und deren Bildung hervorgeht, und wie die interessante chemische Bearbeitung

1) Czapek, Biochemie, Bd. II, p. 686 u. 687.

der „Ueberwallungsharze" der Coniferen durch Bamberger gezeigt hat, in bestimmter, charakteristischer Zusammensetzung erst nach Verwundungen produziert. Schließlich entstehen viele Stoffe, die derzeit noch in den Bereich der Harze fallen, sicher postmortal durch Polymerisierung von Terpenen, wobei besonders Sesquiterpene eine Rolle zu spielen scheinen." Die in unseren Abietineen vorkommenden ätherischen Oele lassen sich nicht nur auf künstlichem Wege in harzähnliche Produkte überführen, sondern vermögen schon an der Luft Sauerstoff aufzunehmen und dadurch zu verharzen.

Ueber die Entstehung der ätherischen Oele unserer Coniferen wissen wir bis jetzt noch nichts Sicheres.

Weit besser als bezüglich der Rolle, die den Harzen und ätherischen Oelen im Stoffwechsel der Pflanze zukommt, sind wir in betreff ihrer biologischen Bedeutung unterrichtet. Pilzen und Bakterien gegenüber erweist sich das Harz der Coniferen als ein vorzügliches Verschlußmittel der Wunden. Die ätherischen Oele überhaupt sind für Pilze und Bakterien starke Gifte; Terpentinöl ist diesen Organismen gegenüber noch in einer Konzentration von 1 : 50 000 wirksam, was den Coniferen bei Verletzungen zweifellos zugute kommt. Auch gegen eine große Anzahl von Insekten gewährt das Harz einen gewissen Schutz, indem es bei Verletzung eines Harzganges unter Druck ausströmt und das Tier festklebt und erstickt.

Das Schälen und Verbeißen der Nadelhölzer durch Wiederkäuer vermag der Harz- und Terpentinölgehalt dieser Bäume freilich nicht zu verhüten; ja es scheint sogar, als ob die Gegenwart der Harze und ätherischen Oele mit ein Grund dafür ist, daß die Coniferen zum Teil recht erheblich unter den Angriffen des Rot- und Rehwilds zu leiden haben. Die Vorliebe der Rehe für Tanne und Lärche hängt vermutlich mit dem feinen Geruch zusammen, der den Terpentinölen dieser beiden Holzarten eigentümlich ist. Den nämlichen Grund hat wohl auch die Bevorzugung der Lärche durch das Eichhörnchen, die Rötelmaus und den Siebenschläfer.

Dagegen scheinen die Hasen und Kaninchen an den Harzen der Coniferen wenig Gefallen zu finden; denn sie schälen diese Holzarten verhältnismäßig selten, solange ihnen Laubhölzer zur Verfügung stehen. An Stellen, wo die Kaninchen verschiedene Laubholzarten in hohem Grade geschält hatten, fand ich nur einige Kiefern- und Fichtenstämmchen mit Schälwunden versehen. Die geringe Größe der Schälwunden legte die Vermutung nahe, daß

die Tiere die betreffenden Bäume wegen ihres Harzgehaltes so bald wieder verlassen hatten. Wenn mein Kaninchen in der Gefangenschaft von den ihm vorgelegten, etwa fingerdicken Coniferentrieben den der Eibe zuerst schälte, so ist dies zweifellos dem Umstand zuzuschreiben, daß die Eibenrinde, wie die ganze Pflanze überhaupt, völlig harzfrei ist. Noch eine andere Beobachtung, die ich auf einer zum Studium von Rindenfraß unternommenen Exkursion machte, bestärkte mich in der Ansicht, daß zum mindesten die Kaninchen eine gewisse Abneigung gegen Harze besitzen. Ich fand nämlich an einem Haufen frischen Kastanienreisigs die Rinde der schwächeren Triebe außerordentlich stark benagt, jedoch stets unter Verschonung der an ihrer Spitze befindlichen, mit einem Harzüberzug versehenen Knospen. Ein Teil der Knospen lag am Boden, da die Tiere verschiedene Zweige an ihrem Ende völlig durchgenagt hatten. Bißspuren fand ich an keiner Knospe vor.

Ließen bereits diese Beobachtungen eine Schutzwirkung der Harze den Kaninchen gegenüber als kaum zweifelhaft erscheinen, so gelangte ich auf Grund der nachstehend beschriebenen Fütterungsversuche mit dem gefangenen Kaninchen vollends zu der Ueberzeugung, daß die verhältnismäßig geringe Gefährdung der Nadelhölzer durch Kaninchen und Hasen auf den Gehalt jener Bäume an Harz zurückzuführen ist.

Ich befreite die genügend zerkleinerte Rinde verschiedener Nadelholzarten durch mehrmaliges Uebergießen und Stehenlassen mit warmem Alkohol von ihrem Gehalt an Harz und ätherischem Oel, trocknete die extrahierten Rindenspäne bis zum völligen Verschwinden des Alkoholgeruchs, ließ sie dann in Wasser etwas aufquellen und vermischte sie mit angefeuchteter Kleie. Ferner mengte ich gleichfalls zerkleinerte, aber nicht mit Alkohol behandelte Rinde derselben Nadelhölzer unter die mit reinem Wasser angerührte Kleie. Nun wurden dem Kaninchen immer je zwei Näpfe mit Schlempe vorgesetzt, von denen der eine ausgelaugte, der andere harzhaltige Rindenspäne der gleichen Holzart als Beimengung enthielt. Bei der Lärche, Tanne, Fichte und Weymouthskiefer zog das Kaninchen die mit ausgelaugten Rindenspänen vermischte Kleie der anderen entschieden vor, bei der Kiefer und Schwarzkiefer war jedoch eine solche Bevorzugung nicht zu konstatieren. Als ich dem Tier verschiedene Portionen Schlempe vorsetzte, von denen jede eine andere Coniferenrinde beigemengt enthielt, zeigte sich wiederum die Vorliebe des Kaninchens für die Kiefernrinde.

Da die Vermutung nahe lag, daß der spezifische Terpentingeruch der Kiefernrinde dieselbe dem Kaninchen weniger unsympathisch macht als die Rinde anderer Nadelhölzer, so destillierte ich aus der Rinde von Kiefer, Lärche, Fichte und Tanne durch Kochen der Rindenspäne mit Wasser die ätherischen Oele ab, um die so erhaltene emulsionartige Mischung derselben mit Wasser zum Anrühren der Kleie zu verwenden. Die mit reinem Wasser zurechtgemachte Schlempe zog das Kaninchen derjenigen vor, welche mit dem Destillat der Rinde von der Fichte, Lärche oder Tanne versetzt war, während es aber die mit dem Destillat der Kiefernrinde angerührte Kleie ebensogerne zu verzehren schien als die unvermischte Schlempe, was wohl dafür spricht, daß der Geruch und Geschmack des Terpentinöls der Kiefer dem Tier durchaus nicht unangenehm ist. Unter vier Portionen Kleie, von denen jede mit dem Destillat einer anderen Coniferenrinde angerührt war, bevorzugte das Kaninchen wiederum diejenige, welche mit dem der Kiefernrinde zurecht gemacht war. Die Tatsache, daß am Boden liegende Kiefernzweige oft von den Kaninchen geschält werden, ist auch ein Beweis dafür, daß diesen Tieren das Terpentinöl bezw. Harz der Kiefer noch am meisten zusagt.

Durch Beimengung zerkleinerter, allerdings noch etwas klebriger und stark riechender Fichtenharzstücke zur Schlempe wurde bewirkt, daß dieselbe vom Kaninchen fast gänzlich verschont blieb, auch nachdem die mit reinem Wasser angerührte Kleie bereits verzehrt war. Meiner Ansicht nach beruht den Hasen und Kaninchen gegenüber die Schutzwirkung der Coniferenharze mehr auf deren klebriger Beschaffenheit als auf dem intensiven Geruch und Geschmack der in ihnen enthaltenen ätherischen Oele. Der Wachholder führt nur wenig Harz in seiner Rinde, zeichnet sich aber dafür durch den Besitz einer kräftigen „Ringelborke“ aus, weshalb er vom Kaninchen nur wenig geschält wird.

Dagegen leidet der Wachholder in ziemlich hohem Grade unter dem Verbiß durch Hasen und Kaninchen. Von den mit alten und jungen Nadeln besetzten Zweigen verschiedener Coniferenarten wurde der Wachholderzweig von meinem Kaninchen zuerst verzehrt. Uebrigens zog das Kaninchen unseren Wachholder auch dem Zwergwachholder (Juniperus nana) vor, welcher in den Polargegenden der nördlichen Halbkugel und auf höheren Gebirgen von Süd- und Mitteleuropa vorkommt.

7. Calciumoxalatablagerungen.

Bei der Beschreibung des Baues der Rinde habe ich ein Merkmal unerwähnt gelassen, welches jedem, der sich mit dem Studium der Rindenanatomie beschäftigt, sofort in die Augen fällt. Ich meine das Vorkommen von Calciumoxalatkristallen, deren Form und Größe für manche Rinden charakteristisch ist. Am häufigsten tritt der oxalsaure Kalk in Form monokliner Einzelkristalle sowie in Gestalt von stachelkugelartigen Kristalldrusen auf. In der Rinde der Esche kommt das Calciumoxalat in Form von Kristallnadeln vor; beim schwarzen Holunder und beim Wachholder findet es sich als Kristallsand. Bei der letztgenannten Holzart wie auch bei anderen Coniferen ist das Calciumoxalat in den Zellwänden eingelagert; bei der großen Mehrzahl der einheimischen Holzgewächse tritt es im Innern besonderer Zellen auf. In fast allen Rinden, welche sklerotische Elemente führen, kommen die Calciumoxalatkristalle in deren Umgebung weit reichlicher vor als in den aus dünnwandigen Zellen gebildeten Rindenpartieen.

Czapek glaubt Oxalatablagerungen allenthalben als ein Exkret ansehen zu dürfen, während G. Kraus[1]) auf Grund seiner quantitativen Ermittelungen (Abnahme vom Winter zum Frühjahr) dem oxalsauren Kalk der Baumrinden die Bedeutung eines Reservestoffes zuschreibt; doch sind sowohl die Folgerungen als die Befunde von Kraus als nicht zutreffend zurückgewiesen worden. Zweifellos ist die Bindung der Oxalsäure an Kalk für die Pflanzen von höchster Bedeutung, indem diese Säure, welche für die Zellen ein starkes Gift ist, auf einem Konzentrationsminimum erhalten und so unschädlich gemacht wird.

Als Schutzmittel der Rinden gegen Säugetiere spielt das Calciumoxalat keine oder nur eine sehr untergeordnete Rolle. Die Esche, in deren Rinde das Salz in Form feiner Nädelchen auftritt, wird von der großen Mehrzahl der Säugetiere in erheblichem Maße geschält, was gegen die Annahme einer mechanischen Schutzwirkung spricht. Ob dem oxalsauren Kalk in chemischer Beziehung den Säugetieren gegenüber eine Schutzwirkung zukommt, erscheint gleichfalls zweifelhaft, da dieses Salz in Wasser sehr wenig löslich ist, und Salzsäure, welche es zur Lösung bringen könnte, im Magen der Nager und Wiederkäuer nur in geringer Menge gebildet wird. Allerdings wird der Hartriegel, in dessen

---

1) G. Kraus, Bot. Centralbl., Bd. XLIX, 1892, p. 181; Flora 1897, p. 58; Biolog. Centralbl., Bd. XI, 1892, p. 282.

Rinde außerordentlich viel oxalsaurer Kalk in Form von Drusen auftritt, selbst vom Kaninchen nur wenig geschält; doch kann dies auch auf der Gegenwart eines anderen Schutzmittels beruhen.

Notwendigkeit chemischer Schutzmittel gegenüber anderen Feinden.

Wie wir am Schluß unserer Betrachtung über die mechanischen Schutzmittel der Rinden gesehen haben, spielen viele von den Einrichtungen, welche die Angriffe der Säugetiere erschweren, auch anderen Feinden gegenüber eine wichtige Rolle. Bei einigen Kapiteln dieses Abschnitts wurde bereits angedeutet, daß dasselbe auch für die chemischen Schutzmittel der Baumrinde gilt. Besonders hervorgehoben zu werden verdient die wichtige Rolle einer Anzahl von Rindenstoffen gegenüber den Bakterien. Auch gegen Insektenfraß mögen manche Rindenstoffe einen guten Schutz abgeben.

Auffallend ist die Tatsache, daß die Wurzelrinde mancher Bäume und Sträucher weit reicher an chemisch wirksamen Stoffen ist als die Stamm- und Astrinde. Die Wurzelrinde des Sauerdorns enthält bedeutend mehr Berberin als die Rinde der Triebe, ferner ist, wie bereits erwähnt wurde, das Alkaloid Oxycanthin hauptsächlich, das Berbamin sogar ausschließlich in seinem Vorkommen auf den unterirdischen Teil der Pflanze beschränkt. Die Wurzel von Berberis repens soll 2,82 Proz. Oxycanthin und 2,35 Proz. Berberin enthalten. Am gründlichsten sind die sogenannten Chinabäume auf den Gehalt ihrer Rinden an Chinin und anderen „Chinabasen" untersucht worden. In den verschiedenen Teilen von Cinchona succirubra von Darjeerling fand Howard[1]) folgende Zahlen für den Gesamtalkaloidgehalt in Prozenten der Trockensubstanz:

Astrinde	3,3	Proz.
Stammrinde	5,5	„
Wurzelrinde	7,6	„

Für Cinchona officinalis ermittelte Paul sogar 9,76 Proz. Gesamtbasen in der Wurzelrinde, gegenüber 6,08 Proz. in der Rinde des Stammes und 2,25 Proz. in der Astrinde. Auch bei anderen Cinchonaarten ist der Gehalt an Gesamtbasen in der Wurzelrinde am größten. Der Harzgehalt unserer Nadelhölzer ist gleichfalls in der Wurzel größer als im Stamm und in den Aesten.

---

1) Czapek, Biochemie, Bd. II, p. 328.

Leider ist mir nicht bekannt, ob tropische Bäume auch unter Schälbeschädigungen durch Säugetiere zu leiden haben; doch scheint der hohe Gehalt der Rinden vieler Tropenbäume an starken Giften, die besonders große Häufigkeit solcher Gifte in der Wurzelrinde der Holzgewächse [1]) und endlich das zahlreiche Vorkommen giftiger Stoffe in den unterirdischen Organen vieler einheimischer und ausländischer Krautpflanzen für die Annahme zu sprechen, daß die chemischen Schutzmittel der Pflanzen im allgemeinen mehr gegen Bakterien, Pilze und niedere Tiere als gegen Nager und Wiederkäuer gerichtet sind.

VI. Warum sind unsere Holzgewächse nicht im Besitz besserer Schutzmittel?

Wenn man die Zahl und Ergiebigkeit der gegen Beschädigungen unserer Säugetiere gerichteten Rindenschutzmittel mit derjenigen vergleicht, welche z. B. unsere einheimischen Krautpflanzen den Schnecken gegenüber besitzen, so muß man sich wundern, in wie verhältnismäßig geringem Maße die meisten unserer Holzgewächse geschützt sind. Es widerspricht scheinbar diese Tatsache der Beobachtung (welche man allgemein in der Natur machen kann), daß die Pflanzen für den Kampf ums Dasein mit den trefflichsten Mitteln ausgestattet sind. Andererseits darf man bei Beurteilung dieser Verhältnisse nicht außer acht lassen, daß die Tierwelt ja direkt oder indirekt auf pflanzliche Nahrung angewiesen ist, mithin gar nicht bestehen könnte, wenn sämtliche Pflanzen im Besitz absolut sicherer Schutzmittel wären. Das Vorhandensein unserer zahlreichen Tierwelt beweist aber, daß die Pflanzen wohl imstande sind, die ihnen von dieser Tierwelt beigebrachten Verluste zu ertragen, also Einrichtungen besitzen müssen, welche den Mangel an wirksamen Schutzmitteln ausgleichen. Wenn jedoch in manchen Jahren unsere Holzgewächse ganz außerordentlich durch Nager und Wiederkäuer zu leiden haben, so ist das vielfach den durch die Kultur geschaffenen, unnatürlichen Verhältnissen zuzuschreiben.

Der Einfluß des Menschen hat sich in verschiedenen Beziehungen geltend gemacht. Die Zusammensetzung des Waldes und damit die Ernährungsweise des Wildes haben durch die intensiv betriebene

---

1) Von unseren Säugetieren wird, abgesehen vom Wildschwein, nur die Wühlratte den Wurzeln der Holzgewächse in stärkerem Maße gefährlich.

Forstwirtschaft eine erhebliche Aenderung erfahren. Verschiedene Holzarten sind erst vor nicht langer Zeit in unserem Vaterlande eingebürgert worden. Pflanzen, welche aus Ländern stammen, wo nicht oder nur selten Schnee fällt, wird man aber im allgemeinen weniger mit Schutzmitteln gegen rindenschälende Tiere ausgestattet finden. Endlich ist noch zu berücksichtigen, daß die Zahl und das Verbreitungsgebiet mancher Tiere durch die heutige Kultur ganz erheblich beeinflußt worden sind. Ehe sich entscheiden läßt, ob unsere Holzgewächse den in Frage kommenden Tieren in genügender Weise angepaßt sind, ist es daher nötig, sowohl auf die Lebensweise und das Vorkommen dieser Tiere als auch auf die Verbreitung der betreffenden Bäume und Sträucher etwas näher einzugehen und zwar unter besonderer Berücksichtigung der durch den Menschen geschaffenen, unnatürlichen Verhältnisse.

VII. Lebensweise und Vorkommen der forstschädlichen Säugetiere.

Wie ich bereits zu Beginn meiner Arbeit hervorgehoben habe, stimmen die Berichte der Forstleute über den Grad der Beschädigungen der verschiedenen Holzarten oft nicht überein. In dem Werke von Brehm, dem ich die nun folgenden Angaben über die Lebensweise und Verbreitung der in Betracht kommenden Tiere entnommen habe, fand ich ebenfalls Mitteilungen, die mit den im „Forstschutz" von Hess enthaltenen nicht gut in Einklang zu bringen waren. Es sei mir daher gestattet, bei einigen besonders interessanten Tieren unter Zugrundelegung der Angaben Brehms nochmals auf den Grad der von diesen Tieren verursachten Baumbeschädigungen einzugehen, zumal auf der Tabelle (p. 8—9) nicht vermerkt werden konnte, welche Holzart am meisten zu leiden hat. Die bereits vor Besprechung der mechanischen und chemischen Schutzmittel gemachten Angaben über den Aufenthaltsort der Tiere und den Bau ihres Gebisses finden durch diesen Abschnitt ihre notwendige Ergänzung.

Elchwild.

Von den in unserem Vaterlande vorkommenden Wildarten ist der Elch zweifellos die dem Walde am meisten gefährliche, da er alle anderen an Größe übertrifft und, wie schon in der Einleitung betont wurde, auf stark gerbstoffhaltige Nahrung angewiesen ist. Infolge seiner Hochbeinigkeit und der überhängenden Oberlippe

vermag er kurzes Gras kaum zu äsen. Nach WANGENHEIM besteht seine Nahrung in Schößlingen und Blättern der Moorweide, Birke, Esche, Aspe, Eberesche, des Spitzahorns, der Linde, Eiche, Kiefer und Fichte, in Heide, jungem Röhricht und Schilf. In den Ibenhorster Forsten geht der Elch alle Baum- und Straucharten an, welche dort wachsen, außer den genannten beispielsweise noch Faulbaum, Hasel und Erle, von der letzteren die jährigen Ausschläge besonders vorziehend. Unter den Nadelhölzern bevorzugt er die Kiefer. In Ibenhorst soll er von den seinetwegen gefällten Kiefern mehr als fingerdicke Zweige noch vollständig zermalmen. Die Fichte dagegen geht er nur im Notfall an. Falls der Elch Weidenschößlinge in genügender Menge und Auswahl haben kann, scheint er sich oft ausschließlich von diesen zu nähren; denn man fand den Wanst eines erlegten Elchhirsches nur mit zermalmten Blättern und Schößlingen der Weide angefüllt.

Besonders interessant sind die vom Elchwild verursachten Wipfelbrüche. Die Tiere richten sich dabei auf die Hinterläufe empor, ergreifen die Wipfel an einzelnen Seitenästen und brechen sie ganz oder teilweise ab, um bequem die höheren, feineren Reiser äsen zu können. Die Schälbeschädigungen sollen sich nach BREHM besonders auf die Aspe, Esche, Weide und Pappel erstrecken.

Im Sommer hält sich der Elch in Bruchwaldungen und Sümpfen auf; im Winter zieht er sich in höher gelegene Gegenden zurück, welche den Ueberschwemmungen nicht ausgesetzt und nicht mit Eis bedeckt sind.

Diese bei uns jetzt nur noch im Regierungsbezirk Gumbinnen vorkommende Wildart war früher viel weiter nach Süden und Westen verbreitet. Bereits von den Schriftstellern der alten Römer wird der Elch als ein für den „hercynischen Wald“ charakteristisches Tier erwähnt. Geweihe als Zeichen seines ehemaligen Vorkommens findet man jetzt noch in Braunschweig, Hannover und Pommern auf. In Sachsen wurde der letzte Elch im Jahre 1746, in Schlesien 30 Jahre später erlegt. Auch in Ostpreußen wäre diese Wildart wohl schon längst ausgerottet, wenn ihr nicht von seiten der Regierung ein besonderer Schutz zuteil würde. Jetzt lebt der Elch noch in den höheren Breiten aller waldreichen Länder Nordeuropas und Asiens. In Norwegen findet er sich im südwestlichen Teile, in Schweden vor allem in den riesigen Wäldern, welche das Kjölengebirge bedecken. In Deutschland war im Interesse der Forstwirtschaft die Ausrottung bezw. Zurückdrängung des Elchwildes um so nötiger, als daselbst dessen natürliche Feinde: Wolf,

Lux, Bär und Vielfraß gar nicht mehr oder doch nur höchst selten vorkommen.

Rotwild.

Das Rotwild bewohnt gegenwärtig noch fast ganz Europa mit Ausnahme des hohen Nordens[1]), hat aber in allen bevölkerten Ländern an Zahl sehr abgenommen, obwohl es im Interesse der Jagd an vielen Orten gehegt wird. Ueber seine Ernährungsweise ist das Nötigste bereits in der Einleitung gesagt worden.

Im Winter steigt das Rotwild in tiefere Lagen herab, zieht sich aber im Sommer bis zu den höchsten Spitzen unserer Mittelgebirge zurück. Im allgemeinen hält das Rotwild, solange es ungestört leben kann, an seinem Stande fest, nur in der Brunstzeit, beim Aufsetzen der neuen Geweihe und bei Mangel an Aesung verändert es freiwillig seinen alten Standort. Seine Feinde sind dieselben wie die des Elchwilds.

Rehwild.

Das Reh lebt gegenwärtig noch in Spanien, Portugal, Italien, Frankreich, Belgien, Holland, Deutschland, England, Schottland, Ungarn, Galizien, Siebenbürgen, den Donautiefländern, in Polen, Litauen, den Ostseeprovinzen und im südlichen Schweden. Selten ist es in Griechenland und der Türkei, im nördlichen und mittleren Rußland fehlt es ganz. In der Schweiz ist es bis auf wenige Trupps ausgerottet und geht da, wo es vorkommt, nicht hoch ins Gebirge.

Seinen Stand hat es vornehmlich in Baumschlägen und Feldhölzern, aber auch in größeren Waldungen, wenn sie nur reich an Unterholz sind. Gleich dem Rotwild steigt es im Winter in tiefere Lagen herab. Bei uns geht es im Vorsommer gern in die Felder.

Im Verhältnis zu seiner Größe ist das Reh, was den Verbiß anbetrifft, noch schädlicher als das Rotwild, eine Tatsache, die wahrscheinlich damit zusammenhängt, daß das Reh nicht schält. Als seine Feinde kommen hauptsächlich Wolf, Lux, Wildkatze, Fuchs und Wiesel in Betracht.

Biber.

Von unseren Nagern ist der Biber fast ausschließlich in seiner Nahrung auf Holzgewächse angewiesen und wird denselben mithin

---

1) Als durchschnittliche Nordgrenze kann der 65. Grad nördlicher Breite gelten.

im höchsten Maße gefährlich. Wie der Elch so findet sich jedoch auch dieses Tier in Deutschland nur noch an einigen Stellen, wo man ihm einen besonderen Schutz angedeihen läßt. Früher kam dieser Nager bei uns fast überall an den Flüssen vor. Nach Brehm soll der Biber noch in Bosnien, einigen Teilen von Rußland und Skandinavien leben. In Asien ist er noch weit häufiger, namentlich an den großen Strömen Ostsibiriens.

Die Aesung des Bibers besteht hauptsächlich in der Rinde von Weiden, Pappeln, Eschen und Birken, seltener von Erlen, Rüstern und Eichen, doch werden zuweilen auch Blätter und junge Schößlinge verzehrt. An gefangenen Bibern hat man beobachtet, daß sie von allen Zweigen, die man ihnen vorwarf, diejenigen der Weide zuerst wählten und in Ermangelung dieser Pappel, Aspe, Esche und Birke, am wenigsten gern aber Erle und Eiche annahmen.

Im Winter verlassen die Biber oft 8—14 Tage lang ihre Wohnungen nicht und äsen sich mit der Rinde der Weidenknüppel, welche sie im Herbst nach ihrem Bau geschleppt haben, und mit denen gewöhnlich die nach der Landseite führenden Gänge verstopft werden. Zum Bauen verwenden die Biber nur entrindete Knüppel. An der Elbe sollen 40—60 cm starke (?) Pappeln vom Biber gefällt werden. Auch fand man zuweilen Bäume, die aus bloßer Nagelust gefällt zu sein schienen, da sie nach dem Abschneiden nicht weiter berührt worden waren.

Welche ungeheueren Verwüstungen Biber anzurichten vermögen, hat man in den nordamerikanischen Wäldern beobachten können. Die Dämme, welche dort von den Bibern zur Erzielung eines gleichmäßigen Wasserstandes aufgeführt werden, erreichen mitunter eine Länge von über 100 m. Ihre durchschnittliche Höhe beträgt 2—3 m, ihre Stärke am Grunde 4—6 m, oben dagegen nur 1—2 m. Diese Dämme bestehen aus arm- bis schenkeldicken und 1—2 m langen Hölzern, welche durch dünne Zweige miteinander verbunden sind. Zur Ausdichtung der Dämme verwenden die Biber Erde, Schlamm und Schilf.

Natürlich erfordert die Errichtung solcher Dämme und der Wasserburgen große Holzmassen, und es sollen infolgedessen in der Umgebung dieser Bauten oft Lichtungen von vielen Hektaren Flächenraum entstehen.

Die jetzige Seltenheit des Bibers ist den Nachstellungen zuzuschreiben, welche dieses Tier wegen seines kostbaren Pelzes

und des früher oft als Heilmittel verwandten „Geils“ durch den Menschen erlitten hat.

Hase.

Dieser Nager bewohnt ganz Europa und einen Teil des westlichen Asiens. Die nördliche Grenze seines Verbreitungsgebiets erreicht er in Schottland, Südschweden und Nordrußland, die Südgrenze in Oberitalien und dem südlichen Frankreich.

Am liebsten hält sich der Hase in fruchtbaren Ebenen und den bewaldeten Vorbergen der Gebirge auf, steigt aber in den Alpen bis zu einer Seehöhe von 1500 Metern. Im hohen Norden vertritt ihn der Schneehase, in den höheren Lagen der Alpen der Alpenschneehase, welcher bis zur Region des ewigen Schnees hinauf vorkommt, im Winter jedoch zuweilen bis zu 1000 m Seehöhe herabsteigt. In strengen Wintern vermag der Hase durch Schälen und Verbiß nicht unbeträchtlichen Schaden anzurichten. Als seine Feinde gelten alle Raubtiere und Raubvögel.

Kaninchen.

Die nämlichen Feinde wie der Hase hat auch das ihm nahe verwandte Kaninchen. Dieser Nager ist kein ursprünglich in Deutschland einheimisches Tier, vielmehr nehmen fast alle Naturforscher an, daß es früher nur in Südeuropa zu Hause war und in allen Ländern nördlich der Alpen erst eingeführt wurde. Die Schriftsteller der Alten bezeichnen Spanien als Heimat des Kaninchens. Man hat es sogar nach England verpflanzt, in Skandinavien dagegen sind die Versuche es einzubürgern bisher gescheitert.

Das Kaninchen ist ein Tier des Hügellandes und der Ebene, besonders häufig trifft man es im Gebiete des Muschelkalks und Buntsandsteins an. Bei seiner starken Vermehrung vermag es im Winter durch Schälen und Abschneiden junger Bäumchen und Schößlinge erheblichen Schaden anzurichten. Auf den Balearen sollen die Kaninchen bereits im Altertum durch Vernichtung der Ernte Hungersnot herbeigeführt haben. In Australien, wohin diese Tiere gleichfalls durch den Menschen gebracht wurden, sind sie wiederholt zur Landplage geworden, indem sich daselbst infolge des Fehlens der Raubtiere ihre Vermehrung zuweilen ins Ungeheure steigerte (vgl. S. 12).

Eichhörnchen.

Ein Nager, dessen Schädlichkeit vom Laien in der Regel bedeutend unterschätzt wird, ist unser Eichhörnchen. Dieses nied-

liche Tierchen ist durch ganz Europa verbreitet und findet sich überall, wo Wälder sind. Kiefern- und Fichtenwaldungen bilden seinen Lieblingsaufenthalt. Dem Walde schadet es durch Verzehren von Baumfrüchten und Sämereien, Herausscharren von Samen und Kotyledonen, Ausfressen von Knospen, Abreißen junger Triebe und Abschälen von Baumrinde oft in hohem Grade. ALTUM schreibt mit Rücksicht auf die vom Eichhorn verursachten Schälbeschädigungen: „Als Forstfrevler erreicht das Eichhörnchen durch sein Rindenschälen die größte Bedeutung. In dieser Hinsicht greift es die größte Zahl der Holzarten an, schädigt in großartigster und empfindlichster Weise, zeigt die verschiedenste Beschädigungsart und tritt dabei so überraschend und unerwartet auf, daß der Forstmann regelmäßig durch seinen Angriff überrumpelt wird.“

Unter den von ihm geschälten Holzarten (s. Tabelle) zieht das Eichhörnchen die Lärche allen übrigen vor. Es schält die Bäume etwa in einer Höhe von 5—10 m, wo die Rinde noch nicht mit Borkenschuppen bedeckt ist. Nach HESS leiden 15- bis 30-jährige Stämme am meisten; doch soll sich das Schälen mitunter bis auf 60-jährige Bestände erstrecken. Die Hauptschälperiode fällt in die Monate Mai und Juni. In dieser Zeit findet das Tier wenig Nahrung, da die alteu Samen keimen und die jungen noch nicht zur Reife gelangt sind. Das Eichhörnchen nährt sich dann vorzugsweise vom Cambium und Bastfleisch der Rinden, wobei ihm zustatten kommt, daß sich in diesen Monaten die Rinde leicht in langen Streifen abziehen läßt. Nach einem Bericht der Forst- und Jagdzeitung hat man im Juni des Jahres 1825 die Rinde von Hainbuchen in Stücken von 6—8 Zoll Länge und 2 Zoll Breite unter den Bäumen gefunden. In trockenen Sommern soll das Eichhörnchen am meisten schälen: vermutlich ist dann das Cambium und Bastfleisch für längere Zeit die Hauptquelle, aus der es seinen Bedarf an Wasser deckt. Im Winter schält das Eichhörnchen nur selten.

Außer den platzweisen und den rund um den Stamm gehenden Entrindungen kommen auch spiralförmige Ringelungen vor, zumal bei der Lärche und Kiefer. Diese Ringelungen durchlaufen drei bis sieben Umgänge und sind fast gleichmäßig 2,5 cm breit. Besonders an der Kiefer sind sie meist so regelmäßig, als wären sie von Menschenhand ausgeführt worden. Da bei allen rund um den Stamm gehenden Schälwunden oberhalb derselben unfehlbar ein Absterben der Stangen erfolgt, und diese Beschädigungen sich

oft auf Hunderte von Bäumen erstrecken, so läßt sich ermessen, welchen Schaden das Eichhörnchen im Walde anzurichten vermag. Um so notwendiger ist es darum, durch Abschuß eines Teiles der Tiere und durch Schonung ihrer Feinde, des Baummarders und Hühnerhabichts, den Eichhörnchenbestand unserer Wälder wieder auf ein natürliches Maß zu reduzieren.

Siebenschläfer.

In ähnlicher Weise, jedoch nicht so empfindlich, schadet der Bilch oder Siebenschläfer dem Walde. Dieser Nager, als dessen eigentliches Vaterland Süd- und Osteuropa anzusehen ist, fehlt bereits in Norddeutschland. Hauptsächlich bewohnt er bei uns das Mittelgebirge, am liebsten trockene Eichen- und Buchenwaldungen. Das Entrinden geschieht meist im Frühjahr und in der Regel an 10—25-jährigen Laubbäumen. Als Feinde des Siebenschläfers gelten Baummarder, Iltis, Wildkatze, Wiesel, Uhu und Eule; doch stellt ihm auch der Mensch schon seit alter Zeit eifrig nach.

Waldmaus.

Die Waldmaus findet sich in ganz Europa mit Ausnahme des hohen Nordens und steigt im Gebirge bis zu 2000 m Seehöhe. In forstlicher Hinsicht schadet sie nur in geringem Maße.

Wühlmäuse.

In hohem Grade schädlich erweisen sich die einheimischen Wühlmäuse, unter denen sich die Wühlratte oder Mollmaus durch besondere Größe auszeichnet. Sie ist über ganz Europa verbreitet und eigentlich nirgends selten, findet sich in der Ebene wie im Gebirge, selbst im Hochgebirge kommt sie noch vor. Sie schadet vor allem dadurch, daß sie von ihren Gängen aus Baumwurzeln und junge Stämmchen durchschneidet. Nur selten nagt sie bis etwa handbreit oberirdisch. Obgleich die Wühlratte meist einzeln lebt und nie in verwüstender Massenvermehrung auftritt, richtet sie doch infolge ihrer Größe und Gefräßigkeit oft erheblichen Schaden an.

Durch vorzügliche Kletterfähigkeit zeichnet sich unter unseren einheimischen Wühlmäusen nur die Rötelmaus aus, deren Verbreitungsgebiet indes noch nicht genau abgegrenzt ist. Sie geht nur wenige Holzarten an und trifft dabei eine merkwürdige Auswahl. Ihre Vorliebe für den gemeinen Holunder und den Spindel-

baum wurde bereits erwähnt. In forstlicher Hinsicht wichtig sind nur die Beschädigungen, welche sie an der Lärche verübt. Von ihrem guten Klettervermögen Gebrauch machend, schält die Rötelmaus die ihr zusagenden Holzarten oft bis in die Nähe der Spitze.

Die Erdmaus bewohnt den Norden der alten Welt bis nach Skandinavien und hält sich wie die Rötelmaus vornehmlich in Gebüschen, Waldrändern und Laubwäldern auf. Im Gegensatz zu der oben genannten Art geht die Erdmaus eine große Anzahl von Holzarten an, scheint aber die Buche allen anderen vorzuziehen. Nach ALTUM zeichnet sie sich durch einen besonders scharfen, auch an senkrechten Stämmen verhältnismäßig hoch hinaufragenden Fraß aus. Ihre Vermehrungsfähigkeit ist ganz außerordentlich, wird aber von der der Feldmaus noch übertroffen.

Diese Mäuseart bewohnt ganz Mitteleuropa und einen Teil von Norwegen als Heimat und gehört sowohl der Ebene als dem Gebirge an. In den Alpen findet sie sich bis zu 2000 m Seehöhe. Gleich der Erdmaus greift sie zahlreiche Holzarten an, bekundet aber dabei eine besondere Vorliebe für die Haine. Ihr Rindenfraß reicht nicht so weit nach oben wie der der Erdmaus. In günstigen Jahren steigert sich ihre Vermehrung ins Unermeßliche, und die Tiere vermögen dann, besonders wenn sie sich zusammenrotten und auf die Wanderung begeben, nicht nur die Ernte auf weite Strecken zu vernichten, sondern auch durch Schälen und Abschneiden junger Bäumchen dem Walde unendlichen Schaden zuzufügen (vgl. S. 3).

Die natürlichen Feinde der Feldmaus und der anderen Mäusearten sind alle kleinen Raubvögel und Raubtiere sowie die Krähen und Raben. Besonders die Käuze und Eulen machen sich durch Vertilgung zahlreicher Mäuse nützlich. Das wirksamste Gegengewicht gegen das Ueberhandnehmen dieser Tiere ist jedoch die feindliche Witterung. Wenn während des Uebergangs vom Winter zum Frühjahr Frost und Tauwetter oft wechseln, sterben die Mäuse zu Tausenden; doch auch zur Sommerszeit vermögen häufige Regengüsse oder andauernde kalte Nässe Brut auf Brut zu vernichten.

VIII. Das Verbreitungsgebiet unserer Holzgewächse und seine Beziehungen zu dem Auftreten von Schutzmitteln.

Nachdem wir über die geographische Verbreitung der uns interessierenden Tiere einigermaßen unterrichtet sind, erübrigt es

noch, auch die unserer Bäume und Sträucher kennen zu lernen; denn von den klimatischen Verhältnissen des Standorts ist in gewisser Beziehung der Grad der Gefährdung abhängig. Holzgewächse, welche weit nach Norden vordringen oder in den Gebirgen höher hinaufreichen, sind naturgemäß erheblich mehr dem Schälen und Verbiß ausgesetzt als solche, welche vorwiegend in Breiten und Höhenlagen wachsen, wo nur selten Schnee fällt.

In der vorliegenden Tabelle (siehe p. 65—67) sind die wichtigeren Holzarten mit Rücksicht auf die nördliche Grenze ihres natürlichen Vorkommens geordnet. In der dritten Kolonne ist das Verbreitungsgebiet der betreffenden Bäume und Sträucher verzeichnet bezw. durch Angabe der Südgrenze, eventuell auch der Ost- und Westgrenze angedeutet. In der letzten Reihe sind die Höhen angegeben, welche die einzelnen Holzarten in ihrer Erhebung über dem Meeresspiegel erreichen [1]).

Wie weit die Pflanzen nach Norden und im Gebirge vordringen, richtet sich vor allem nach den Ansprüchen, die sie an die Dauer und Temperatur der Vegetationszeit, an die Nährkraft und den Wassergehalt des Bodens sowie an die Luftfeuchtigkeit stellen. Die Reihenfolge, welche die verschiedenen Holzgewächse in ihrem Vordringen nach Norden einhalten, weicht von derjenigen, die den Grenzen ihrer Erhebung über dem Meeresspiegel entspricht, etwas ab. So bleibt die Kiefer hinter der Lärche im Gebirge zurück, dringt aber bedeutend weiter nach Norden vor. Eine ganze Anzahl wichtiger Bäume sind durch künstlichen Anbau weit über die Grenzen ihres Heimatgebietes hinaus verbreitet worden. Die eingeklammerten Zahlen in der zweiten Kolonne unserer Tabelle besagen, wie weit nach Norden die betreffenden Holzarten angepflanzt vorkommen. Endlich muß noch erwähnt werden, daß verschiedene Bäume infolge des künstlichen Anbaus auch die unteren Grenzen ihres natürlichen Verbreitungsgebietes überschritten haben.

Man könnte vermuten, daß der Grad, in dem die Bäume und Sträucher gegen Schälbeschädigungen geschützt sind, in einem gewissen Zusammenhang zu ihrem Verbreitungsgebiet stünde, indem die in schneereichen Gegenden vorkommenden Holzgewächse wegen ihrer größeren Gefährdung durch die Tierwelt unter dem

---

1) Die in der Tabelle enthaltenen Angaben sind sämtlich dem Werke: „Die Bäume und Sträucher des Waldes“ von Hempel und Wilhelm entnommen.

Name der Holzart	Nordgrenze des natürlichen Verbreitungsgebietes	Grenzen des Verbreitungsgebietes, bezw. gesamtes Verbreitungsgebiet (in Europa)	Obere Grenze der Erhebung über dem Meeresspiegel in verschiedenen Gebirgen bezw. Gebirgsteilen und Ländern
1. Eberesche	71° Nordkap	Unteritalien bis Nordkap, Spanien bis Ural	Alpen 1800 m, im Berglande bis zur Laubholzgrenze
2. Wacholder	71° „	Portugal bis Kaukasus, Sizilien bis Nordkap	Alpen 1500—1600 m, meist auch in der Ebene
3. Gemeine Kiefer	71° „	Sierra Nevada (37° n. Br.) bis Nordkap	Harz 350 m, Südnorwegen 940 m, Schwarzwald 1000 m, bayrische Alpen 1600 m
4. Ruchbirke	71° „	Alpen bis Nordkap	In Norwegen bis zur Baumgrenze: 300—1200 m, im Erzgebirge bis zum Kamm
5. Aspe	71° Skandinavien	Süditalien und Nordspanien	Riesengebirge 1250 m, bayrische Alpen 1360 m
6. Grauerle	70 1/2° „	ganz Europa außer den südlichen Halbinseln	Nördliche Kalkalpen 1400 m, Tirol 1600 m
7. Himbeerstrauch	70° „	ganz Europa	Nördliche Kalkalpen 1800 m, Südnorwegen bis über die Baumgrenze
8. Sahlweide	? bis Lappland	Mittelmeerländer bis Lappland	Südnorwegen 1300 m, Riesengebirge 1180, bayrische Alpen 1700 m
9. Fichte	69 1/2° Skandinavien	Europa außer Spanien, Italien, Griechenland, Britannien	Tellemarken 980 m, Harz 1000 m, Riesengebirge 1230 m, Engadin 2100 m
10. Esche	69° „	Europa außer Nordspanien und Nordrußland	Alpen 1300 m (Baum der Auen und Niederungen)
11. Hasel	67 1/2° „	Sizilien bis Skandinavien	Harz 800 m, nördliche Kalkalpen 1250 m, Zentralalpen 1600 m
12. Hundsrose	67 1/2° Lofoten	ganz Europa	Nördliche Kalkalpen 1300 m
13. Seidelbast	67° Skandinavien	„ „	Südnorwegen 900 m, nördliche Kalkalpen 1800 m
14. Gem. Schneeball	67° „	„ „	Alpen 1100 m
15. Bergulme	67° „ (70°)	Alpenländer bis Skandinavien	Bayrischer Wald 1020 m, Alpen 1300 m
16. Wollig. Schneeball	? „ (67 1/2°)	?	Bayrische Alpen 1400 m

Name der Holzart	Nordgrenze des natürlichen Verbreitungsgebietes	Grenzen des Verbreitungsgebietes, bezw. gesamtes Verbreitungsgebiet (in Europa)	Obere Grenze der Erhebung über dem Meeresspiegel in verschiedenen Gebirgen bezw. Gebirgsteilen und Ländern
17. Traubenkirsche	66° Skandinavien	Oberitalien bis Norwegen, Portugal bis Sibirien	Südnorwegen 1200 m, nördliche Kalkalpen 1450 m (besonders in Ebenen und Tälern)
18. Faulbaum	65½° „	fast ganz Europa	Tirol 1400 m
19. Gemeine Birke	65° „	südlich bis Sizilien und Nordspanien	Norwegen 600 m, Harz und Erzgebirge 970 m, nördliche Kalkalpen 1500 m, Aetna 2000 m
20. Schwarzerle	63½° „	ganz Europa	Harz 600 m, Salzburger Alpen 800 m, Tirol 1200 m
21. Stieleiche	63° „	südlich bis Sizilien und Südspanien	Südskandinavien 314 m, nördliche Kalkalpen 814 m, Zentralalpen 920 m
22. Spitzahorn	63° „	südlich bis zu den Pyrenäen und Mittelitalien	Alpen 1100 m
23. Apfelbaum	63° „	ganz Europa	Südnorwegen 500 m, Kalkalpen 1000 m, Tirol 1350 m
24. Weißdorn	63° „	„ „	Alpen 900 m
25. Stachelbeere	62½° „	„ „	Salzburger Alpen 1300 m (Strauch des Berglandes)
26. Winterlinde	62° „	südlich bis Unteritalien und Nordspanien	Bayrischer Wald 600 m, Allgäu 850 m, Tirol 1200 m
27. Eibe	62° „	ganz Europa	In der Ebene und im Gebirge
28. Heckenkirsche	61½° „	„ „	Bayrische Kalkalpen 1100 m, Tirol 1600 m
29. Vogelkirsche	61° „ (67½°)	ganz Europa außer dem Nordosten	Bayrische Kalkalpen 1100 m, Südtirol 1500 m
30. Schw. Bromb.	60° „	ganz Europa	Nördliche Kalkalpen 1300 m
31. Hartriegel	60° „ (67°)	ganz Europa außer Nordskandinavien	Bis zur unteren Region der Buche (800 m)
32. Traubeneiche	60° „	südlich bis Unteritalien, Sardinien, Nordspanien	Zentralalpen 1190 m, Südtirol 1360 m
33. Pfaffenhütchen	59° „ (70°)	Europa außer Nordrußland und Nordskandinavien	Bayrische Kalkalpen 900 m
34. Buche	59° „ (68°)	südlich bis Sizilien	Skandinavien 190 m, Harz 650 m, Karpathen 1200 m, Südalpen 1700 m, Aetna 2100 m
35. Haine	57⅓° „	südlich bis Morea (37°)	Harz 400 m, Alpen 900 m
36. Sauerdorn	? bis Skandinavien	ganz Europa	Alpen 1600 m
37. Feldulme	? bis Schweden (63°)	südlich bis Südeuropa	Vorwiegend in der Ebene, in Tälern und Flußauen

Name der Holzart	Nordgrenze des natürlichen Verbreitungsgebietes	Grenzen des Verbreitungsgebietes, bezw. gesamtes Verbreitungsgebiet (in Europa)	Obere Grenze der Erhebung über dem Meeresspiegel in verschiedenen Gebirgen bezw. Gebirgsteilen und Ländern
38. Maßholder	? bis Südskand. (63°)	südlich bis Italien und Nordspanien	Bayrischer Wald 425 m, Vorberge der Kalkalpen 750 m (Baum des Hügellandes und der Ebene)
39. Schw. Holund.	? „ „	ganz Westeuropa bis Südskandinavien	Alpen 1600 m
40. Schlehdorn	? „ „	ganz Europa außer Nordrußland und Nordskandinavien	Ebene und untere Stufe des Berglandes, Kalkalpen 1000 m
41. Besenstrauch	? „ Südschweden	nördliches und westliches Mitteleuropa	?
42. Bruchweide	? „ Skandinavien ausschließlich	Europa außer Skandinavien und Nordrußland	An Flußläufe gebunden, nördliche Kalkalpen 600 m, bayrischer Wald 750 m
43. Waldrebe	? bis Mitteldeutschl.	südliche Hälfte Europas	Ebene und Bergland (bis 900 m)
44. Tanne	$51^2/_3$° bis Schlesien (65°)	Sizilien bis Südharz, Pyrenäen bis Kleinasien	Erzgeb. 800 m, Riesengeb., Vogesen 1200 m, Schwarzwald 1300 m, Kalkalpen 1600 m, Sizilien 1950 m
45. Roter Holunder	ca. 51° bis Mitteleuropa ($63^1/_2$°)	Süd- und Mitteleuropa	Hügel- und Bergland, bayrische Kalkalpen 1500 m, Tirol 2100 m
46. Bergahorn	51° bis Mitteleuropa (64°)	„ „ „	Alpen 1500—1700 m
47. Lärche	50° „ „ ($69^2/_3$°)	Alpen, Karpathen, mährisches und schlesisches Gesenke	Gesenke 800 m, Karpathen 1500 m, Engadin 2300 m, Ortler 2400 m
48. Elsbeerbaum	? „ „	Süd- und Mitteleuropa	Untere Stufe des Berglandes bis ca. 700 m
49. Sommerlinde	? bis Mitteldeutschl.	südliche Hälfte Europas	Bayrischer Wald 950 m, Nordalpen 1000 m
50. Bergkiefer	? bis Mitteleuropa	Hochgebirge, Moore und Hochebenen Mitteleuropas	Riesengebirge 1500 m, Schwarzwald 1450 m, Pyrenäen 2200 m, Dauphiné 2400 m
51. Schwarzkiefer	? „ „ (68°)	Südhälfte Europas bis ca. 41° n. Br.	In Niederösterreich bestandbildend bis 800 m
52. Roßkastanie	? (68°)	Nordgriechenland, Thessalien, Epirus	In ihrer Heimat zwischen 1000 m und 1300 m wild wachsend
53. Robinie	(63°)	Nordamerika (Alleghany-Gebirge)	?
54. Goldregen	(63°)	Süd- und Osteuropa	?
55. Weymouthskiefer	(63°)	Alleghany-Gebirge bis Canada	In ihrer Heimat vorwiegend in der Ebene

Einfluß derselben besonders wirksame Schutzmittel ausgebildet hätten. Für eine Anzahl von Bäumen und Sträuchern trifft auch diese Vermutung wirklich zu. Es haben z. B. Wacholder, gemeine Kiefer, Birke, Eberesche, Weißdorn, Himbeere, Hundsrose, Seidelbast und Sauerdorn kaum oder doch nur verhältnismäßig wenig unter Rindenbeschädigungen zu leiden. Dagegen werden Buche, Haine, Maßholder, Besenginster, Tanne, Elsbeere, Roßkastanie und Goldregen, welche nicht so weit nach Norden und im Gebirge vordringen, von mehreren oder einzelnen Tierarten in starkem Maße angegriffen.

Besonders aufgefallen ist mir, mit welcher Vorliebe die Hasen junge Elsbeerbäume schälten. Die dieser Holzart nahe verwandte Eberesche fand ich weit seltener angegangen, was wohl auf den widerlichen Geschmack der Rinde dieses Baumes zurückzuführen ist. Der Elsbeere fehlt der betreffende Rindenstoff. Die Verschiedenheit des Verbreitungsgebietes der beiden Holzarten macht ihr ungleiches Bedürfnis nach einem gegen Rindenbeschädigungen durch Säugetiere gerichteten Schutzmittel erklärlich. Der Elsbeerbaum ist in Süd- und Mitteleuropa zu Hause, während die Eberesche noch mit einer mittleren Jahrestemperatur von 0 Grad zufrieden ist und deshalb auch noch am Nordkap auszuhalten vermag. Ihrem Vordringen nach Norden entsprechend erhebt sie sich auch in große Höhen. Im Berglande steigt sie bis zu den höchsten, Laubbäumen überhaupt noch zugänglichen Lagen, bildet im Mittelgebirge mit den Nadelhölzern zusammen die Baumgrenze und findet sich in den Alpen bis zu 1800 m über dem Meeresspiegel. Der Elsbeerbaum gehört dagegen der unteren Stufe des Berglandes an und erhebt sich meist nicht über 700 m Seehöhe.

Die Roßkastanie und der Goldregen haben wohl deshalb besonders stark unter dem Schälen der Kaninchen und Hasen zu leiden, weil sie als südeuropäische Holzarten ursprünglich nicht oder nur in geringem Grade durch diese Tiere gefährdet waren, wodurch sich ihr Mangel an wirksamen Schutzmitteln diesen Feinden gegenüber erklärt. Die Heimat der Roßkastanie ist das nördliche Griechenland, wo dieser Baum im Gebirge zwischen 1000 m und 1300 m wild wächst. Wegen ihrer schönen Blüten und der Verwendbarkeit ihrer Samen als Wildfutter hat man die Roßkastanie nach Mittel- und Nordeuropa verpflanzt. Auch der Goldregen hat wegen seiner prachtvollen Blüten daselbst Eingang gefunden. Die von den Hasen und Kaninchen so außerordentlich bevorzugte Robinie ist überhaupt kein europäischer Baum, sondern

hat ihre Heimat in Nordamerika, von wo sie angeblich im Jahre 1636 durch Robin nach unserem Erdteil gebracht worden ist. Das Fehlen eines chemischen Schutzmittels in der Rinde dieses Baumes läßt vermuten, daß derselbe in seinem Vaterlande wenig oder gar nicht dem Schälen durch Nager ausgesetzt war.

Auch das Ueberschreiten der unteren Grenzen des natürlichen Verbreitungsgebietes kann die den betreffenden Holzarten drohenden Gefahren erheblich vermehren. So ist die Lärche, welche in ihrer Heimat nur wenig Feinde besitzt, im Hügelland und in der Ebene, wohin man sie durch künstlichen Anbau gebracht hat, bedeutend mehr gefährdet. Das Kaninchen fehlt in der oberen Bergregion, auf welche das natürliche Vorkommen der Lärche hauptsächlich beschränkt ist, vollständig, und die anderen der Lärche gefährlichen Säugetiere sind daselbst weniger zahlreich als in den tieferen Lagen.

Endlich ist die starke Gefährdung einer Reihe von Holzarten mit dem Umstande zuzuschreiben, daß die Zahl und das Verbreitungsgebiet einiger Tierarten durch den Einfluß des Menschen eine wesentliche Vergrößerung erfahren haben. Das gegen pflanzliche Gifte so wenig empfindliche Kaninchen ist, wie bereits hervorgehoben wurde, kein bei uns einheimisches Tier, sondern stammt vermutlich aus Spanien. In unserem Vaterlande hat es sich aber trotz der oft recht schneereichen und kalten Winter sehr verbreitet und richtet, wenn es infolge hohen Schnees keine andere Nahrung zu finden vermag, durch Schälen und Verbeißen der verschiedensten Holzarten erheblichen Schaden an.

Die durch unsere Nager verübten Baumbeschädigungen erreichen deshalb oft einen großen Umfang, weil die Zahl dieser Tiere infolge der fortschreitenden Verminderung ihrer Feinde eine unnatürliche Höhe erreicht hat. Ferner wird die Vermehrung einiger Nagerarten durch unsere Landwirtschaft begünstigt, indem die betreffenden Tiere auf den Feldern reichliche Nahrung finden, was auf ihre Fortpflanzungsfähigkeit naturgemäß einen günstigen Einfluß ausübt. So kommt es, daß der Mensch jetzt oft künstliche Mittel zur Verminderung dieser Nager anwenden muß, deren massenhaftes Vorkommen teilweise eine Folge seiner Eingriffe in die Natur ist.

Für die Beantwortung der Frage, ob unsere Holzgewächse der einheimischen Tierwelt in genügender Weise angepaßt sind, war es unerläßlich, die durch den Menschen geschaffenen, unnatürlichen Verhältnisse zu berücksichtigen. Man kann wohl als

ziemlich sicher annehmen, daß manche unserer Bäume und Sträucher im Besitz weit wirksamerer Rindenschutzmittel sein würden, wenn sie von jeher einer so großen Anzahl von Feinden gegenübergestanden hätten.

IX. Wie vermögen unsere Holzgewächse die ihnen von der Tierwelt zugefügten Verluste zu ersetzen?

Wie die Beschreibung der Lebensweise des Elches gezeigt hat, ist diese Wildart nicht nur in den Sommermonaten, sondern während des ganzen Jahres in ihrer Nahrung fast ausschließlich auf die Holzpflanzen angewiesen. Dasselbe gilt für den Biber, welcher außerdem noch zum Bauen seiner Wasserburgen und Dämme große Holzmassen verbraucht. Obwohl diese beiden Tierarten in unserem Vaterlande als Feinde der Holzpflanzen praktisch kaum mehr in Betracht kommen, müssen wir doch wegen ihrer ehemaligen Verbreitung auch auf sie Rücksicht nehmen. Sowohl der Biber als der Elch wären aber gar nicht existenzfähig, wenn es keine Holzarten gäbe, deren dauernder Genuß nicht von ihnen vertragen werden könnte. Ebenso müssen die übrigen Säugetiere imstande sein, eine Zeitlang ihr Leben durch den Genuß von Rinden und Trieben der Holzgewächse zu fristen. Andererseits ist es erforderlich, daß die von der Tierwelt stark angegriffenen Bäume und Sträucher Einrichtungen besitzen, welche den Mangel genügender Schutzmittel ausgleichen und somit die Existenzfähigkeit der Pflanze sichern. Von diesen Einrichtungen und Eigenschaften, welche, wie wir bald sehen werden, in einem gewissen Zusammenhang mit dem Vorhandensein von Schutzmitteln bezw. dem Grade der Gefährdung der betreffenden Holzart stehen, soll in den letzten Kapiteln meiner Arbeit die Rede sein.

Wiederverjüngung durch Samen.

Von den wichtigeren Waldbäumen haben Fichte, Tanne, Buche und Eiche am stärksten unter den Beschädigungen durch Wild und kleine Nager zu leiden. Gerade diese Holzarten vermögen sich aber besonders leicht durch Samen zu verjüngen. Auch die Kiefer, welche indes vorwiegend durch Insekten gefährdet ist, besitzt in dieser Hinsicht ein außerordentlich großes Reproduktionsvermögen. Von den genannten Holzarten vermag ein einziger Baum in einem guten Samenjahr viele Tausende von Samen zu

produzieren, und diese Samen besitzen zum Teil eine langdauernde Keimfähigkeit sowie besondere Einrichtungen zur Verbreitung.

Dieses enorme Reproduktionsvermögen hätte durchaus keinen Sinn, wenn nicht der allergrößte Teil der Samen und jungen Pflanzen der Vernichtung anheimfallen würde. Auch das Eingehen großer Bäume wird dadurch ausgeglichen. Dazu kommt, daß selbst stark verletzte, z. B. vom Rotwild geschälte Bäume in der Regel nicht sofort eingehen, sondern oft noch jahrelang am Leben bleiben. Stirbt dann auch von diesen Bäumen einer nach dem anderen ab, oder fällt er infolge der Schälbeschädigung dem Sturm zum Opfer, so werden doch meist die entstandenen Lücken bald wieder ausgefüllt, indem die bisher in ihrer Entwickelung zurückgehaltenen jungen Bäume in diese Lücken hineinwachsen. In unseren Forsten wird sich jedoch oft ein künstlicher Ersatz der eingegangenen oder zu stark beschädigten Bäume nötig machen, weil in gleichmäßig erzogenen Beständen die Entwickelung junger, ersatzfähiger Bäume sehr erschwert wird, und andererseits das Rotwild die Bäume weit gleichmäßiger und in größerer Anzahl schält.

Auch die vom Biber und Elchwild stark angegangenen Holzarten (Weide, Aspe, Pappel, Esche, Birke, Erle) produzieren zahlreiche, wegen ihrer Flugeinrichtungen durch den Wind leicht zu verbreitende Samen.

Raschwüchsigkeit und frühzeitige Mannbarkeit.

Die eben genannten Bäume besitzen ferner in ihrer Jugend ein sehr rasches Wachstum und erreichen zum Teil schon frühzeitig ihre Mannbarkeit. Auch die Kiefer gehört zu den raschwüchsigen Holzarten und wird bei freiem Stande bereits im 15. Lebensjahre mannbar. Durch schnelles Wachstum ausgezeichnete Holzarten vermögen aber die infolge von Tierfraß im Walde entstandenen Lücken in kürzerer Zeit auszufüllen und bieten dadurch den Tieren reichlicher Nahrung als trägwüchsige Pflanzen, von denen zur Sättigung der nämlichen Anzahl eine erheblich größere Menge erforderlich sein würde.

Unter den einheimischen Nadelhölzern besitzt wohl die Eibe in bezug auf Besamung die geringste Reproduktionskraft. Ihre jetzige Seltenheit ist jedoch nicht etwa auf die Angriffe von Tieren, sondern auf den Einfluß des Menschen zurückzuführen, welcher diesen Baum wegen seines wertvollen Holzes in den meisten Gegenden Deutschlands ausgerottet hat. Daß nicht für

den Ersatz der abgeholzten Eiben gesorgt worden ist, hängt mit dem äußerst langsamen Wachstum dieser Bäume zusammen. Wäre die Eibe auch noch tierischen Feinden in hohem Grade ausgesetzt, so würde sie wohl trotz ihres Ausschlagsvermögens kaum existenzfähig sein gegenüber den raschwüchsigen und leicht sich verjüngenden Holzarten. Ebenso würde der außerordentlich langsam wachsende und wenig reproduktionskräftige Seidelbast schwerlich seinen Platz im Walde behaupten können, wenn er nicht im Besitz eines wirksamen Schutzmittels wäre.

Ersatz verloren gegangener Triebe durch Stockausschlag.

Die der Eibe eigentümliche Fähigkeit, aus dem Stock auszuschlagen, geht unseren übrigen Nadelhölzern vollständig ab, findet sich aber bei fast allen Laubhölzern in höherem oder geringerem Grade und trägt wesentlich dazu bei, daß denselben Schälbeschädigungen und Verbiß weniger verderblich werden als den Nadelhölzern.

Das Ausschlagsvermögen beruht teils auf der Entwickelung schlafender Knospen, teils auf der Bildung von Zukömmlings- oder Adventivknospen. Die schlafenden Knospen entstehen wie die zur Weiterbildung gelangenden mit den Blättern zusammen am Vegetationspunkt. Es sind in der Regel die am weitesten von der Spitze des Jahrestriebes entfernt angelegten Knospen. Während die übrigen im Frühjahr zum Austrieb gelangen, verharren die schlafenden Knospen dauernd in einer Art Winterzustand und entwickeln sich nur dann zu Trieben, wenn die über ihnen befindlichen Knospen bezw. der obere Teil des Triebes vernichtet werden, was in der Natur durch Frost oder Tierfraß geschehen kann. Für den Stockausschlag kommen namentlich solche Knospen in Betracht, welche aus ganz unscheinbaren Anlagen erst infolge einer Verstümmelung an Stellen entstehen, wo sich normalerweise keine Knospen entwickelt haben würden. Büsgen[1]) nennt diese Knospen zum Unterschied von den vorher besprochenen: „Sekundärknospen“.

Während die schlafenden Knospen bereits am Vegetationspunkt angelegt werden, entstehen die Adventivknospen im Innern

1) Nähere Angaben über Ersatzknospen und Ersatztriebe finden sich bei Büsgen, dessen bereits genanntem Werke ich hauptsächlich meine Angaben entnommen habe.

älterer Gewebe. Nach Abhieb des Stammes einer zur Bildung von Stockausschlag neigenden Holzart entstehen nahe unterhalb der Wunde oder aus dem Ueberwallungsgewebe Knospen, von denen eine bestimmte Anzahl zu Trieben auswachsen kann, die sich bewurzeln und allmählich von dem verwesenden Stumpfe unabhängig machen. Die auf diese Weise zustande kommenden Stockausschläge sind nicht nur in forstlicher Hinsicht für den Nieder- und Mittelwaldbetrieb wichtig, sondern tragen auch dazu bei, von Tieren verursachte Schäden weniger verhängnisvoll zu machen. J. Hamm hat die verschiedenen Holzarten nach dem Grade ihrer Fähigkeit, Stockausschlag zu erzeugen, geordnet. Am Hiebsrande, selbst bei hohem Hiebe, liefern Ausschlag: alle Pappelarten mit Ausnahme der Aspe, die Weiden, die Robinie, die Ulmen, ferner Haine, Linde, Roßkastanie und Rotbuche. Für die am Wurzelhals noch bei 10 cm Stammhöhe Ausschlag erzeugenden Holzarten ist die Reihenfolge: Roterle, Esche, Ahorn, Edelkastanie, Weißerle, Traubenkirsche, Kirschbaum, Birke, Eiche, Hasel, Pfaffenhütchen, Birnbaum, Apfelbaum etc. Von den aufgezählten Holzarten hat eine ganze Anzahl nicht unerheblich unter Schälbeschädigungen zu leiden; für sie ist mithin die Fähigkeit, aus dem Stock auszuschlagen, von ziemlicher Bedeutung.

Wurzelbrutbildung.

Mehrere der genannten Bäume zeichnen sich ferner durch Bildung von Wurzelbrut aus, eine Eigenschaft, welche ihnen gleichfalls bei Beschädigungen durch Säugetiere, wie durch die Tierwelt überhaupt, zustatten kommt. Die Wurzelbrut entsteht durch Adventivknospen, welche sich in den tieferen Schichten der Wurzelrinde bilden. Das Auftreten von Wurzelbrut wird in vielen Fällen durch Verwundung von Sprossen und Wurzeln veranlaßt, kann aber auch an unverletzten Bäumen erfolgen. Die Fähigkeit, Wurzelbrut zu bilden, besitzen nach Hempel und Wilhelm vor allem die Aspe und die anderen Pappeln, die Weißerle, die Ulmen, die Robinie, der Feldahorn, die Vogelkirsche und die Eberesche, in geringerem Maße auch Hasel und Esche.

Ersatz von Zweigen.

Von unseren Nadelbäumen erzeugt kein einziger Wurzelbrut, und das Vermögen, Stockausschlag zu liefern, ist (wie schon erwähnt wurde) auf die von der Tierwelt fast gänzlich verschonte

Eibe beschränkt. Dafür haben jedoch die Nadelbäume mit den Laubhölzern die Fähigkeit gemeinsam, durch Verbiß verloren gegangene Triebe zu ersetzen. Die besonders stark verbissene Tanne ist unter den Nadelhölzern in dieser Beziehung am reproduktionskräftigsten, ihr steht die Fichte etwas, die Kiefer erheblich nach.

Die Bildung der Ersatztriebe erfolgt durch schlafende Knospen, doch können auch die sogenannten Sekundärknospen zum Ersatz verloren gegangener Triebe beitragen. Daß die Fichte Verbiß und Schnitt gut verträgt, beruht nach Büsgen zum großen Teil auf ihrer Fähigkeit, Sekundärknospen zu entwickeln.

Die bei der Kiefer nach Nadelverletzung oder Zweigverstümmelung an der Spitze der Kurztriebe entstehenden „Scheidenknospen“ sollen nur verhältnismäßig kurzlebige und schwächliche Ersatzteile bilden.

Die Laubhölzer sind dem Verbiß im allgemeinen mehr ausgesetzt als die Nadelhölzer, doch wird ihnen infolge ihrer größeren Reproduktionskraft auch diese Beschädigungsart weniger gefährlich als den Nadelbäumen.

Vermögen, Wunden zu verheilen.

Endlich stehen die Nadelhölzer auch in bezug auf ihr Vermögen, Wunden zu verheilen, den Laubhölzern erheblich nach. Etwas ausgeglichen wird dieser Nachteil durch die unseren Nadelbäumen mit Ausnahme der Eibe zukommende Fähigkeit, die Wunden mit einem antiseptisch wirkenden Harzüberzug zu versehen. Namentlich wird die Sommerschälung des Rotwildes durch die sofort erfolgende äußere Inkrustierung der Wunde durch Harzerguß und die innere Verkienung des Wundholzes etwas gemildert. Bei Winterschälung erfolgt die Bildung des Harzüberzugs erst im Frühjahr. Am raschesten und vollständigsten bildet sich derselbe bei der Kiefer und Schwarzkiefer, dann folgen etwa Fichte und Weymouthskiefer. Die Lärche bleibt an der Schälstelle fast harzfrei.

Mit Rücksicht auf die Fähigkeit, Wunden zu überwallen, ist jedoch die Reihenfolge unter den Nadelbäumen eine andere. Das größte Ausheilungsvermögen besitzt die Tanne; ihr folgen in absteigender Reihe Lärche, Weymouthskiefer, Kiefer und Fichte. Bei der letzteren verstreichen nach Hess bis zum vollständigen Schluß einer Schälwunde 10—20 Jahre. Wie bereits hervorgehoben wurde, erkranken geschälte Fichten meist an Rotfäule.

Bei den Laubhölzern ist die Verschiedenheit hinsichtlich des Heilvermögens noch größer als bei den Coniferen. Am besten ist dasselbe bei der Eiche, obwohl auch hier selbst im günstigsten Falle kleine Schäden, z. B. lokale Faulstellen im Innern, zurückbleiben. Die Esche überwallt Schälwunden ebenfalls in kurzer Zeit, doch leidet ihr Holz erheblich. Buche und Haine verheilen schon weniger leicht; am schwersten erholt sich der Ahorn. Zu den gegen Verletzungen besonders empfindlichen Holzarten gehören unter anderen Birke und Hasel.

Aber auch bei ein und derselben Holzart ist das Ausheilungsvermögen etwas verschieden, je nach dem Alter und den Standortsverhältnissen des betreffenden Baumes. Jüngere Bäume auf kräftigem Boden heilen erlittene Verletzungen am raschesten aus. Andererseits werden jedoch ältere Bäume und solche, die auf magerem Boden erwachsen sind, weniger häufig angegangen, da sie sich in der Regel durch stärkere bezw. frühzeitigere Periderm- und Borkebildung auszeichnen. Im allgemeinen zeigt sich, wie beim Ausschlagsvermögen, so auch hinsichtlich der Fähigkeit, Wunden zu überwallen, daß die den Rindenbeschädigungen am meisten ausgesetzten Holzarten am ehesten imstande sind, den erlittenen Schaden auszugleichen.

Die letzten Kapitel dieses Abschnitts haben gezeigt, daß viele Holzgewächse lebhafte Anstrengungen machen, die ihnen von den Säugetieren zugefügten Beschädigungen durch Ersatz der verloren gegangenen Teile bezw. durch Verschluß der Wunden auszugleichen. Weit wichtiger noch ist aber die Fähigkeit der Bäume und Sträucher, durch Produktion zahlreicher Samen eine so große Nachkommenschaft zu erzeugen, daß selbst bei Vernichtung einer erheblichen Menge junger und alter Pflanzen die Existenzfähigkeit der betreffenden Holzart gesichert bleibt. In dieser Hinsicht zeigen die Pflanzen viel Uebereinstimmendes mit der Tierwelt, bei welcher noch deutlicher zutage tritt, daß es in der Natur weniger auf den Schutz des Individuums als auf die Erhaltung der Art ankommt.

Benutzte Literatur.

Altum, B., Forstzoologie, Berlin 1881.
— Waldbeschädigungen durch Tiere usw., Berlin 1887.
— Unsere Mäuse in ihrer forstlichen Bedeutung, Berlin 1880.
Brehm, Tierleben.
Büsgen, M., Bau und Leben unserer Waldbäume, Jena 1897.
Czapek, Fr., Biochemie der Pflanzen, Jena 1905.
Delbrouck, C., Ueber Stacheln und Dornen, Diss. Bonn 1873.
Döbner, E. P., Handbuch der Zoologie I, Aschaffenburg 1862.
Dragendorff, G., Die Heilpflanzen, Stuttgart 1898.
Eckstein, Die Beschädigungen unserer Waldbäume, Berlin 1873.
Gilg, E., Pharmakognosie, Berlin 1905.
Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, Leipzig 1896.
Hempel und Wilhelm, Die Bäume und Sträucher des Waldes, Wien und Olmütz.
Hess, R., Der Forstschutz, Leipzig 1898.
Husemann, Die Pflanzenstoffe, Berlin 1882.
v. Kerner, Pflanzenleben, Leipzig 1891.
Möller, Jos., Anatomie der Baumrinden, Berlin 1882.
Nördlinger, Lehrbuch des Forstschutzes, Berlin 1884.
Ratzeburg, J. C., Die Waldverderber usw., Berlin 1866.
— Die Waldverderbnis usw., Berlin 1868.
Reuss, H. jun., Schälbeschädigungen durch Hochwild, Berlin 1888.
Schmidt, E., Pharmazeutische Chemie, Braunschweig 1898.
Stahl, E., Pflanzen und Schnecken, Jena 1888.
Strasburger, Noll, Schenck und Karsten, Lehrbuch der Botanik, Jena 1905.
Vogt, C., Vorlesungen über nützliche Tiere, Leipzig 1864.
Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreichs, Leipzig 1900.

Allgemeine Forst- und Jagdzeitung, 1890.
Botanisches Centralblatt, 1905 und 1906.
Forstliche Blätter, Neue Folge.
Forstwissenschaftliches Centralblatt, 1880 und 1886.
Kritische Blätter für Forst- und Jagdwissenschaft 1861, 1862, 1866.
Mündener forstliche Hefte, 1895.
Tharander forstliches Jahrbuch, 1880.
Zeitschrift für Forst- u. Jagdwesen 1869, 1872, 1875, 1878, 1889, 1891.

Literaturangaben finden sich ferner noch im Text sowie in Form von Fußnoten.

Berichtigungen: p. 8 lies Weymouthskiefer statt Weymuthskiefer, ferner Rubus fruticosus statt Rubus fructicosus; p. 9 lies Besenstrauch (Sarothamnus scoparius) statt Rosenstrauch.

Die Entwickelung der Thymus bei Selachiern.

Von

Ernst Fritsche, Zerbst.

Mit 18 Figuren im Text.

1. Das Thymusproblem.

Die Thymus ist noch jetzt eines der rätselhaftesten Organe des Wirbeltierkörpers. Ueber ihre Funktion weiß man nichts Sicheres, auch ihr histologischer Charakter, ihre Entwickelung und ihre morphologische Stellung sind noch strittig. Trotz der zahlreichen Arbeiten, die in letzter Zeit über die Thymus erschienen sind, sind wir noch nicht zu einer einheitlichen Auffassung über die Natur dieses bei Mensch und Tieren in physiologischer und pathologischer Hinsicht äußerst interessanten Organs gelangt; in den gebräuchlichen Lehrbüchern finden sich über die Bedeutung der Thymusdrüse die widersprechendsten Angaben.

Die Funktion der Thymus ist bei fast allen Wirbeltieren auf die Jugendzeit beschränkt. Beim Menschen schreitet ihre Entwickelung bis in das zweite Lebensjahr fort, und schon im 10. Jahre beginnt die Rückbildung. Nur bei wenigen Säugetieren (Pinnipediern und Delphinen) soll die Thymus durch das ganze Leben erhalten bleiben.

Ueberall, in der ganzen Wirbeltierreihe, tritt uns die Thymus als ein Organ von lymphdrüsenähnlichem Aussehen entgegen. Infolgedessen wurde die Thymus in früherer Zeit mit den echten Lymphdrüsen, den Lymphknoten, zusammengeworfen. Man nahm an, daß die Thymus wie diese aus dem Mesoderm entstände, also die gleiche Entwickelung wie alle lymphoiden Organe besitze und wie diese die Produktion von Lymphzellen zur Aufgabe habe. Im Jahre 1879 wies jedoch Kölliker nach, daß die Thymus in ganz anderer Weise angelegt wird als die Lymphdrüsen; er zeigte, daß die Thymus bei Säugetieren aus Epithelresten von Kiemenspalten ihren Ursprung nimmt.

Es erhob sich nun die Streitfrage: Hat die Thymus trotz ihrer epithelialen Entstehung doch im anatomischen Aufbau und

in der physiologischen Funktion Beziehungen zu den lymphoiden Organen, speziell zu den Lymphdrüsen?

In der Beantwortung dieser Frage zeigt sich eine große Verschiedenheit der einzelnen Auffassungen.

Von manchen Autoren werden auch jetzt noch Beziehungen der Thymus zu den Lymphdrüsen angenommen, indem die typischen Rundzellen der Thymus als echte Lymphocyten angesehen werden. Ueber den Ursprung dieser Zellen sind zwei verschiedene Ansichten aufgestellt worden. Nach der einen Ansicht sollen frühzeitig Bindegewebszellen in die embryonale Anlage einwandern. Dies eingewanderte Bindegewebe liefere die kleinen Rundzellen, die Lymphocyten; die ursprünglichen Epithelzellen bilden die Grundlage des Retikulums der ausgebildeten Thymus oder sind nur noch als Reste in den HASSALschen Körperchen wiederzuerkennen. Es ist dies die besonders von HIS, STIEDA, DOHRN und HAMMAR vertretene Auffassung.

Die andere Ansicht geht dahin, daß die Epithelzellen selbst, indem sie sich reichlich teilen und Rundzellencharakter annehmen, zu lymphoiden Elementen werden. Diese Auffassung widerspricht dem embryologischen Prinzip der Spezifität der Keimblätter, da die Lymphzellen sonst nicht aus dem Ektoderm oder Entoderm, sondern aus dem Mesenchym ihren Ursprung nehmen. Diese sogenannte Transformationslehre hat ihre Vertreter hauptsächlich in O. SCHULTZE, PRENANT, NUSBAUM und PRYMAK, GHIKA und BEARD gefunden.

Eine neue Auffassung der Thymus ist von STÖHR besonders für Säugetiere ausgesprochen worden. Es wird jede Beziehung zu Lymphdrüsen geleugnet. Die kleinen Rundzellen werden als echte Epithelzellen aufgefaßt. „Die kleinen Zellen sind keine lymphoiden Elemente, keine Lympho- oder Leukocyten, sie sind Abkömmlinge von Epithelzellen und bleiben Epithelzellen, solange sie bestehen. Die Thymus ist und bleibt ein epitheliales Organ, das mit der Bildung von Leukocyten nichts zu tun hat.“ (STÖHR, Ueber die Natur der Thymuselemente, 1906.)

II. Die allgemeine Entwickelung der Thymus.

Die Untersuchungen über die Entwickelung der Thymus erstrecken sich über fast sämtliche Klassen und Ordnungen der Wirbeltiere. Die Befunde KÖLLIKERS wurden überall in der Hauptsache bestätigt, es wurde überall die Entstehung der Thymus aus

dem Epithel der Kiemenspalten nachgewiesen. Kleine Abweichungen und Verschiedenheiten zeigen sich allerdings in den einzelnen Klassen, wie z. B. in der Zahl der die Thymusknospen bildenden Kiemenspalten. Bei Säugetieren und Vögeln ist hauptsächlich die dritte Spalte beteiligt, bei Eidechsen die zweite und dritte, bei Schlangen die vierte und fünfte, bei Urodelen die erste bis fünfte, bei Anuren nur die zweite Spalte, bei Teleosteern die zweite bis sechste, also jederseits 5 Knospen. Bei den Teleosteern verbinden sich im Gegensatz zur Thymus der andern Wirbeltierordnungen die einzelnen Knospen sehr frühzeitig miteinander und bleiben mit dem Mutterepithel im Zusammenhang.

Die Knospen entstehen bei den Säugetieren aus ventralen Taschen der Kiemenspalten, während sie bei fast allen anderen Wirbeltieren dorsal entstehen [1]). Eine vermittelnde Zwischenform sieht MAURER in der Thymus von Lacerta, bei der am ventralen Ende der Thymus noch ein kleiner birnförmiger Anhang besteht, als Rest der ventralen Tasche dieser Spalte. Der Anhang wird nicht zur weiteren Thymusbildung verwandt, sondern erfährt eine völlige Rückbildung. „In diesem Gebilde haben wir ein Rudiment vor uns, das bei Säugetieren den wesentlichen Teil der Thymus ausbildet."

Was die Selachier betrifft, bei welchen man ja in Anbetracht ihres phyletischen Alters und ihrer ursprünglichen Organisation den besten Aufschluß erwarten konnte, so liegen auf diesem Gebiete drei Untersuchungen vor. Es sind dies zwei ältere Arbeiten, von DOHRN und DE MEURON, und eine neuere Arbeit von BEARD.

Diese drei Untersuchungen haben zu verschiedenen Resultaten geführt. BEARD hat sich mit einem Rochen, Raja batis, beschäftigt und glaubt hier in der Thymus die Entstehung der Lymphocyten aus Epithelzellen klar bewiesen zu haben; er sieht in der Thymus sogar die Quelle aller Leukocyten. DOHRN hat im Jahre 1884 die erste Darstellung von der Entwickelung der Thymus bei Haifischen gegeben. Er führt die zweierlei Zellen auf frühzeitig eingewandertes Bindegewebe zurück. DE MEURON hält die kleinen Rundzellen in der Thymus von Acanthias für Produkte der Epithelzellen; er glaubt sie nicht mit mesodermalen

---

1) Bemerkenswert sind die Cyclostomen. Bei Petromyzon bilden sich an den 7 Kiemenspalten ventrale und dorsale Wucherungen. Es ist aber nicht mit Sicherheit festgestellt worden, ob diese Wucherungen der Thymus der übrigen Wirbeltiere homolog zu setzen sind.

Elementen identifizieren zu dürfen. Seine Auffassung stimmt also mit der neueren Ansicht von Stöhr überein, während die beiden anderen Möglichkeiten in den Auffassungen von Beard und Dohrn ihren Ausdruck finden.

Meine Aufgabe bestand darin, die Entwickelung der Thymus bei Selachiern von neuem zu untersuchen und womöglich eine Entscheidung zwischen den verschiedenen Theorien zu geben.

Ich habe mich mit Spinax niger, Acanthias vulgaris und Torpedo ocellata beschäftigt, hauptsächlich mit dem noch nicht untersuchten Squaliden Spinax niger; Acanthias und Torpedo wurden zum Vergleich herangezogen.

III. Material und Methode.

Einige Schnittserien von Selachierembryonen wurden mir aus der Präparatensammlung des Zoologischen Institutes in Jena zur Untersuchung überlassen. Ferner wurden im Sommer 1907 Spinaxembryonen durch das Zoologische Institut und durch Herrn Prof. Ziegler aus Bergen in Norwegen bezogen, von welchen ich einige Exemplare verwenden durfte. Die Embryonen waren mit Alkohol und mit Perenyischer Lösung konserviert. Die Schnitte wurden mit Hämatoxylin nach Delafield und Ammon-Rubinpikrat gefärbt. Die Dicke der Schnitte betrug 5 und 10 μ, teilweise auch 3 μ.

Außerdem stellte mir Herr Dr. Brohmer in Jena verschiedene sehr gute Schnittserien von Spinax und Acanthias zur Verfügung. Herrn Dr. Brohmer spreche ich für die freundliche Ueberlassung der betreffenden Serien meinen kameradschaftlichen Dank aus.

Die jüngsten Stadien der vorhandenen Embryonen hatten eine Länge von etwa 1 cm, die ältesten Embryonen waren über 12 cm lang.

Von der Thymusanlage eines Spinax von 3,6 cm Länge wurde nach der Bornschen Wachsplattenmethode eine plastische Rekonstruktion hergestellt (Fig. 5 und 6).

IV. Die Entwickelung der Thymus bei Spinax niger.

Typische Thymusknospen zeigen sich bei Spinax niger zum ersten Male als Epithelwucherungen an den Kiemenspalten bei einem Embryo von etwa 2,8 cm. Dieses Stadium ist schon relativ hoch entwickelt, es entspricht ungefähr dem Stadium O—Q von Balfour. Der Embryo hat bereits eine der ausgebildeten Form

entsprechende Gestalt angenommen, die äußeren Kiemenanhänge sind schon zu Fäden ausgebildet. Im Mesenchym sind die An-



Fig. 1. Querschnitt durch einen Embryo von Spinax niger, 2,8 cm lang. *Th* Thymus, *Vj* Vena jugularis, *Nv* Nervus vagus, *Ch* Chorda, *Md* Medullarrohr, *Ao* Aorten, *vM* verdichtetes Mesenchym, *Wk* Wirbelkörper, *d* Darm, *Ksp 3* und *Ksp 4* dritte und vierte Kiemenspalte. Vergrößerung 24-fach.

lagen von Skeletteilen als Anhäufungen von Mesenchymzellen erkennbar, insbesondere zu beiden Seiten der Chorda.

Die Epithelverdickung, welche die Bildung der Thymus ein-

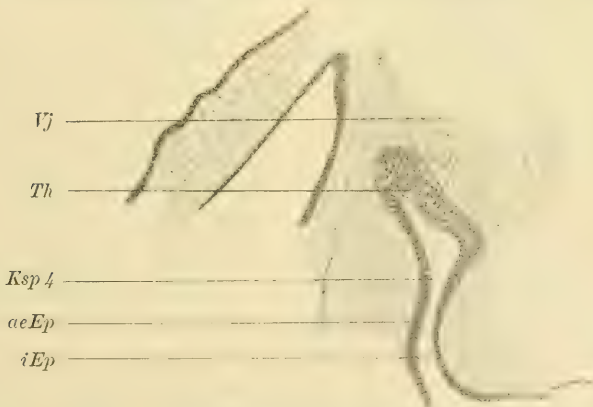


Fig. 1a. Fig. 1 stärker vergrößert. *Th* Thymus, *Vj* Vena jugularis, *aeEp*, *iEp* äußere und innere Wand des Epithels der vierten Kiemenspalte.

leitet, tritt am Anfang der Kiemenspalte auf, wie es Fig. 1 zeigt. Unmittelbar neben der Thymusknospe *(Th)* liegt die Vena jugu-

laris *(Vj)*, medianwärts nach der Chorda dorsalis *(Ch)* zu ein Ast des Nervus vagus *(Nv)*. Am vollkommen ausgebildeten Medullarrohr *(Md)* liegen die Muskelsegmente *(Ms)*; in der Umgebung der Chorda und des Medullarrohrs bilden sich die Wirbelkörper aus *(Wk)*. Am Außenrande der Figur ist das Ende der vorhergehenden Kiemenspalte *(Ksp 3)* mit ihrer äußeren Mündung zu sehen.

An der Verdickung beteiligen sich die beiden Seiten des Kiemenspaltenepithels nicht in gleicher Weise. Die Verdickung wird hauptsächlich von dem Epithel der inneren Wand *(iEp)* gebildet, wie es die stärkere Vergrößerung der Thymusknospe in Fig. 1 erkennen läßt (Fig. 1 a).

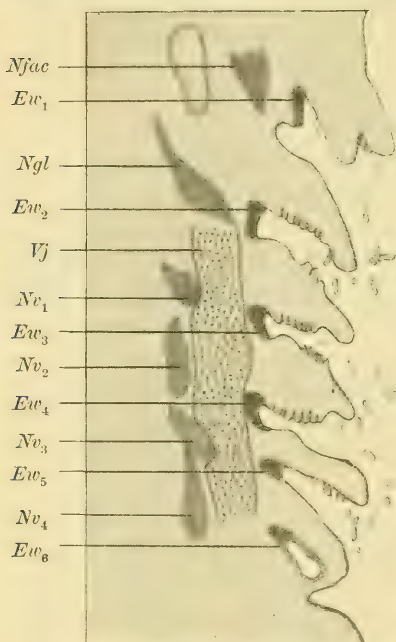


Fig. 2. Spinax niger von 2,8 cm Länge. Uebersichtsbild aus Horizontalschnitten kombiniert. Ew_1, Ew_2 usw. erste, zweite Epithelwucherung usw.; *Vj* Vena jugularis, *Nfac* Nervus facialis, *Ngl* Nervus glossopharyngeus, Nv_1, Nv_2 usw. erster, zweiter usw. Nervus vagus. Vergrößerung 28-fach.

Die Epithelwucherungen sind auf diesem Stadium fast in gleicher Weise an allen Kiemenspalten ausgebildet. An der ersten Spalte, dem Spritzloch, findet sich ebenfalls eine Wucherung, an der letzten, der sechsten Kiemenspalte, ist die Wucherung kleiner als an den vorhergehenden Spalten.

Ueber die Lage der Epithelwucherungen an den einzelnen Kiemenspalten und ihre Beziehungen zu den einzelnen Nerven und der Vena jugularis gibt die Fig. 2 einen Ueberblick. Dies Uebersichtsbild ist aus verschiedenen Horizontalschnitten kombiniert; denn das obere Ende der Kiemenspalten liegt nicht bei allen Spalten auf derselben Höhe, die fünfte und sechste Spalte werden erst auf etwas tiefer gelegenen Horizontalschnitten getroffen. An der inneren Umbiegungsstelle ist das Epithel bei allen Kiemenspalten stark verdickt *(Ew)*. Diese Verdickungen stellen die Thymusanlagen dar. Hinter der Epithelwucherung der dritten

und vierten Spalte liegt in dieser Höhe unmittelbar die große Vena jugularis. Medianwärts sieht man zwei Aeste des Nervus vagus *(Nv_1 und Nv_2)*. Zwischen der zweiten und dritten Kiemenspalte biegt die Vena jugularis nach oben um und verläuft infolgedessen oberhalb dieses Horizontalschnittes. Es liegt hier in der Nähe der Epithelwucherung der zweiten Kiemenspalte der Nervus glossopharyngeus *(Ngl)*. Dieser Nerv ist hier unterhalb der Vena jugularis im Begriff, die Verbindung mit dem Epithel der zweiten Kiemenspalte einzugehen. Auf weiter nach oben (mehr dorsal) gelegenen Horizontalschnitten ist er ebenfalls durch die Vena jugularis von der Epithelwucherung der zweiten Kiemenspalte vollständig getrennt; es liefert also ein Schnitt in dieser Höhe auch für die zweite Kiemenspalte und den Nervus glosso-

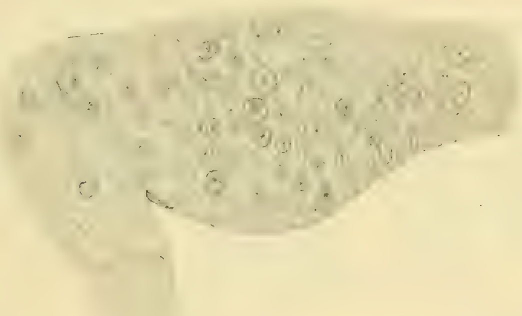


Fig. 3. Spinax niger von 2,8 cm. Histologisches Habitusbild mit den zweierlei Zellen, Knospe fest abgeschlossen. Vergrößerung ca. 250-fach.

pharyngeus ein gleiches Bild, wie wir es bei der dritten und vierten Kiemenspalte sehen. Und umgekehrt trifft man auf tieferen Horizontalschnitten an der dritten und vierten Kiemenspalte dieselben Verhältnisse wie an der zweiten Kiemenspalte an; es nähern sich also auch hier die Vagusäste unterhalb der Vena jugularis den Wucherungen der beiden Kiemenspalten. Vom Nervus glossopharyngeus weiter nach dem Kopfende hin gehend finden wir den Nervus facialis *(Nfac)* in der Nähe der Wucherung am Spritzloch im gleichen Horizontalschnitt. — Die fünfte Kiemenspalte liegt etwas tiefer, der Ast des Vagusganglions ist durch die Vena jugularis ebenfalls noch von ihr getrennt. Die sechste Kiemenspalte

ist mit ihrem Ast des Nervus vagus nur auf einem noch tieferen Horizontalschnitte zu sehen. Wir treffen die Epithelverdickung der sechsten Kiemenspalte und den in gleicher Entfernung wie an der fünften Spalte liegenden Nerv weit unterhalb der Jugularvene auf den tieferen Horizontalschnitten. Das genauere Verhalten der Nerven in bezug auf die Thymusanlagen soll in einem späteren Kapitel gezeigt werden.

Alle diese Epithelwucherungen sind scharf gegen das umliegende Bindegewebe abgesetzt. Sie zeigen in histologischer Hinsicht ein ziemlich lockeres Gewebe und lassen neben den typischen, langgestreckten Epithelzellen eine zweite Art von Zellen, kleine abgerundete Zellen erkennen. Die ursprünglichen Epithelzellen bilden

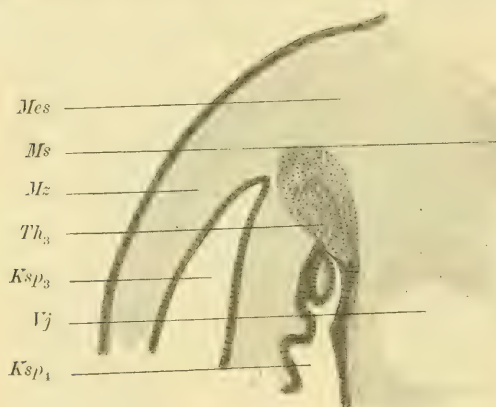


Fig. 4. Querschnitt durch Spinax niger von 3,6 cm Länge. Th_3 dritte Thymus, *Ksp 3* und *Ksp 4* dritte und vierte Kiemenspalte, *Mz* Muskelzüge, *Mes* Mesenchym, *Ms* Muskelsegmente, *Vj* Vena jugularis. Vergrößerung ca. 30-fach.

ein Retikulum, in welchem die kleinen Zellen zum größten Teil frei zu liegen scheinen. Diesen histologischen Habitus läßt Fig. 3 erkennen.

Eine solche Epithelverdickung wuchert nun sehr stark weiter und wächst in etwas schräger Richtung nach hinten und außen vom Medullarrohr weg. Bei dem Wachstum nimmt sie eine birnförmige Gestalt an (Fig. 4). Es scheint, als ob die innere Wand des Epithels der Kiemenspalten besonders an der Wucherung beteiligt ist. So finden wir diese Wucherungen auf diesem Stadium, einem Spinax von 3,6 cm Länge, an der zweiten, dritten, vierten und fünften Kiemenspalte fast in gleicher Weise ausgebildet. Die Knospen an der zweiten und fünften Spalte sind etwas kleiner als die beiden

mittleren, aber diese Unterschiede sind ganz unbedeutend. Wir haben nun hier in diesen vier großen Wucherungen die Jugendstadien der späteren vier Teile der Thymus von Spinax vor uns, die erste Thymusknospe Th_1 an der zweiten Kiemenspalte, die zweite Th_2 an der dritten Kiemenspalte, die dritte Th_3 an der vierten Kiemenspalte, die vierte Th_4 an der fünften Kiemenspalte. Die dorsale Epithelwucherung am Spritzloch auf dem vorhergehenden Stadium ist hier auf diesem Stadium nicht mehr zu sehen, ebenso ist die Epithelwucherung der sechsten Kiemenspalte nicht zur weiteren Ausbildung gelangt. Vom Spritzloch und der

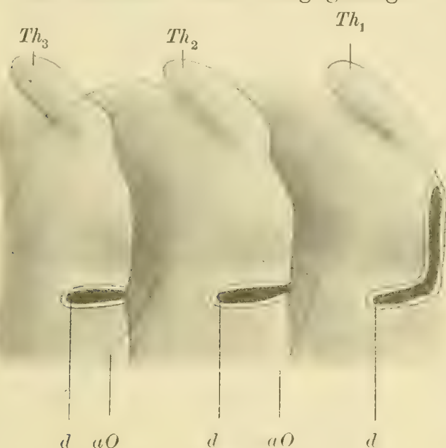


Fig. 5.

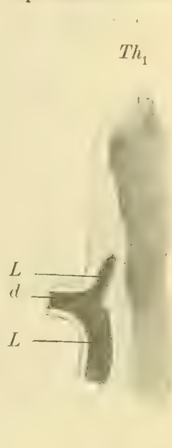


Fig. 6.

Fig. 5. Rekonstruktionsfigur nach einem Plattenmodell aus Querschnitten von Spinax niger von 3,6 cm Länge. Th_1, Th_2, Th_3 erste, zweite und dritte Thymusknospe an der zweiten, dritten und vierten Kiemenspalte; *d* Oeffnung der einzelnen Kiemenspalten in den Darm; *aO* äußerer Ausführgang der Kiemenspalten. Vergrößerung 20-fach.

Fig. 6. Rekonstruktionsfigur von vorn gesehen. Th_1 erste Thymusknospe, *d* Oeffnung der Kiemenspalte in den Darm, *L* Kiemenspaltenraum. Vergrößerung 20-fach.

letzten Kiemenspalte werden also hier bei Spinax keine Thymusknospen gebildet, obwohl auf jungen Stadien Anlagen als Epithelwucherungen vorhanden sind.

Die vier Thymusknospen liegen an den einzelnen Kiemenspalten noch weit voneinander getrennt. Es unterbleibt also hier ein zeitiges Verwachsen, wie wir es bei Knochenfischen sehen. Jede einzelne Knospe steht mit ihrer ganzen vorderen Hälfte in Verbindung mit der Kiemenspalte, die hintere Hälfte hat sich vom Epithel bereits losgeschnürt. In der Rekonstruktionsfigur (Fig. 5) erscheint so die Thymusanlage, äußerlich betrachtet, wie eine große

Drüse an der Kiemenspalte. (Fig. 6 stellt die Kiemenspalte mit der Thymus von vorn gesehen dar.) — In dem hintern Teile der Thymus scheint die Zone des stärkeren Wachstums zu liegen. Die Knospen sind auch jetzt noch kompakt und scharf gegen das um-

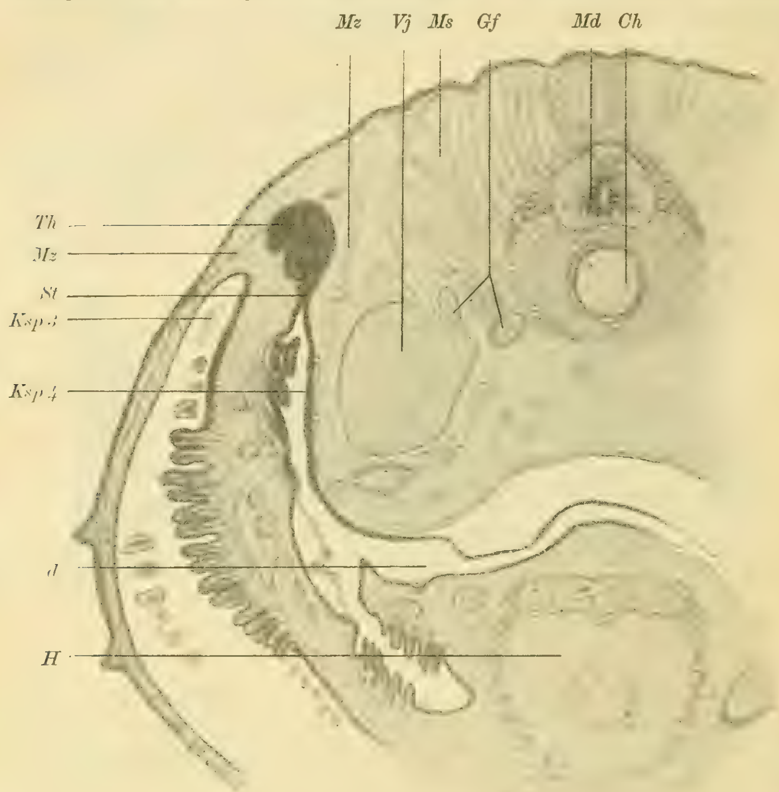


Fig. 7. Querschnitt durch einen Spinax niger von 4,5 cm Länge. *Th* Thymus, *Mz* Muskelzüge, *St* Verbindungsstiel mit dem Epithel der Kiemenspalte, *Vj* Vena jugularis, *Ms* Muskelsegmente, *Gf* Gefäße, *Md* Medullarrohr, *Ch* Chorda, *d* Darm, *H* Herz, *Ksp 3* und *Ksp 4* dritte und vierte Kiemenspalte. Vergrößerung 26-fach.

liegende Bindegewebe abgeschlossen. Das Bindegewebe ist um die Thymus etwas dichter geworden, und manchmal liegt eine Bindegewebszelle der Grenze der Thymus dicht an. In der Knospe kann man immer noch die ursprünglichen langgestreckten Epithelzellen und die Rundzellen unterscheiden.

Auf dem nächsten Stadium, einem Embryo von 4,5 cm Länge,

geht nun die regelmäßige birnförmige Gestalt der Thymusknospe verloren. Die Knospen haben sich auf diesem Stadium fast vollkommen vom Epithel der Kiemenspalten abgelöst und sind noch ganz bedeutend gewachsen. Schon äußerlich sind sie am Embryo als vier weißliche hervortretende Flecke zu bemerken. Vorn stehen die Thymusknospen mit einem kleinen Stiele noch in Verbindung mit dem Epithel der Kiemenspalten. Sie lassen hier noch die birnförmige Gestalt erkennen (Fig. 7), während jetzt die ganze hintere Hauptmasse der Thymus einen lappigen Bau anzunehmen beginnt (Fig. 8). In der Textfig. 7 ist die Verbindung der Thymus mit der Kiemenspalte durch den Stiel auf einem Querschnitt getroffen. Die Figuren geben auch über die bedeutende Größe des Organs und seine Lage Aufschluß. Die Vena jugularis liegt der ersten Thymusknospe noch an, bei den übrigen drei Spalten liegt sie viel tiefer und von den Knospen weit entfernt. Die erste Thymusknospe ist etwas kleiner als die zweite und dritte.



Fig. 8. Querschnitt durch den hinteren Teil der Thymus eines Spinax niger von 4,5 cm Länge. Bezeichnungen und Vergrößerung wie in Fig. 7.

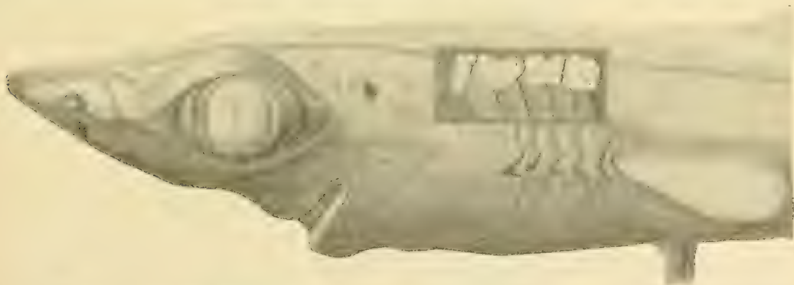


Fig. 9. Spinax niger von ca. 12 cm Länge. Thymus und Kiemenspalten freigelegt; nach Natur gezeichnet; über natürliche Größe.

Die dritte Thymus liegt mit ihrer vordersten Spitze schon unter der vorhergehenden Thymus, steigt dann langsam auf und erreicht dieselbe Größe wie die zweite Thymus. Die Verbindung mit dem Epithel der Kiemenspalte ist hier kaum noch zu erkennen. Ebenso

ist bei der vierten Thymus kaum noch ein Zusammenhang mit dem Epithel der Kiemenspalte vorhanden. Das histologische Bild zeigt uns, wie die histologische Zusammensetzung der ausgebildeten Thymus angebahnt wird.

Die ausgebildete Thymus eines Spinax stellt ein jederseits aus vier Abteilungen bestehendes Organ dar. Das Organ hat eine beträchtliche Größe, wie die Textfig. 9 zeigt, ein Spinax von 12 cm Länge, bei dem die Thymus freigelegt ist. Sie liegt oberhalb der Kiemenspalten, von diesen ganz abgelöst und nimmt den ganzen Raum oberhalb der Kiemenspalten ein. Schon bei oberflächlicher Betrachtung läßt die Drüse einen stark gelappten, follikulären Bau erkennen. Die einzelnen Segmente sind nicht miteinander verwachsen, sondern durch dünne Bindegewebsschichten voneinander getrennt. Die Gestalt der einzelnen Segmente ist nicht ganz regelmäßig, das erste Thymussegment an der zweiten Kiemenspalte ist länglich und zieht sich vorn an der Kiemenspalte etwas herab, das zweite Segment hat eine mehr dreieckige Gestalt, das dritte und vierte sind viereckig und gleich ausgebildet.

Jedes dieser Segmente liegt nun in einer lockeren Umhüllung von Bindegewebe, von dem aus Septen ins Innere der Thymus ausgehen und die einzelnen Lappen voneinander trennen (Fig. 10). Die Lappen selbst sind scharf gegen das umliegende Bindegewebe abgesetzt. Dies Bindegewebe nimmt nur insofern an der Retikulumbildung teil, als es die Läppchen kapselartig umschließt und Septen mit Gefäßen ins Innere der Thymus sendet, hat also für das Retikulum nur eine untergeordnete Bedeutung. Das Retikulum der Thymus im Innern wird von den ursprünglichen Epithelzellen gebildet.

Im histologischen Aufbau lassen sich jetzt drei verschiedene Zonen unterscheiden: Ganz außen eine Randzone, darunter eine breite Rindenschicht, in der Mitte ein Mark (Fig. 10, *Ra*, *Ri* und Fig. 11). Die Randschicht besteht aus großen runden Zellen, die in meist mehrfachen Lagen die einzelnen Lappen rings umgeben und ihrem Ursprunge nach als die modifizierten Epithelzellen anzusehen sind. Sie sind von verschiedener Größe. Die kleinen Rundzellen, die zweite Art der Thymuszellen, treten hier stark zurück, die oberste Zellenlage der Randschicht scheinen sie überhaupt nicht zu erreichen. Tiefer nach dem Innern zu treten sie dann immer zahlreicher auf, und so kommt es zur Bildung der Rindenschicht. Die Kerne mit ihrem geringen Plasma liegen hier dicht gedrängt und sind oft scheinbar in Zügen angeordnet. Teils



Fig. 10 und 11. Thymus eines Spinax niger von ca. 12 cm. Fig. 10. Randzone *Ra* und Rindenzone *Ri*, *Sp* Septum. Fig. 11. Mark mit einem Gefäß *Bgf*. Zeiß homog. Imm. $^1/_{12}$, num. Ap. 1,20.

liegen die kleinen Zellen ganz frei, teils liegen sie den Retikulumzellen dicht an. Hier in der Rinde sind die kleinen Rundzellen so massenhaft vorhanden, daß sie die größeren runden Epithelzellen vollständig verdrängen und das Retikulum verdecken. Zwischen diesen kleinen Rundzellen und den größeren Epithelzellen ist nun kein strenger Unterschied zu machen, es zeigen sich alle Uebergänge zwischen diesen beiden Zellformen. Das Chromatin ist in den großen und kleinen Zellen reichlich vorhanden, ebenso die speichenförmige Anordnung der Chromatintrabekeln. Die Rindenschicht zieht sich so in ziemlicher Breite um die einzelnen Lappen der Thymus rings herum.

Ueberall wird von ihr die innerste Zone, das Mark, eingeschlossen. Das Mark ist schon bei schwacher Vergrößerung durch ein viel helleres Aussehen und einen lockeren Aufbau gekennzeichnet. Die kleinen Rundzellen treten hier hinter den größeren Epithelzellen wieder stark zurück. Das Mark zeichnet sich vor den anderen Zonen besonders durch den Plasmareichtum aus, indem die Kerne sehr weit auseinander gerückt erscheinen. So wird von ziemlich voluminösen Zellen ein Retikulum gebildet, in welchem hier und da die kleinen Rundzellen zerstreut liegen. Auffallend sind die großen Epithelzellen, wie sie Fig. 11 zeigt, die überall im Mark vorkommen. Die abnorme Größe ist wahrscheinlich auf Hypertrophie zurückzuführen, wie es Hammar bei Teleosteern schildert, ein Zeichen, daß hier im Mark die Involution und Degeneration des Organs beginnt. Durchsetzt wird die Thymus von Blutgefäßen mit Leukocyten und Erythrocyten, ebenso sind vielfach Bindegewebszellen von den Septen aus und Muskelzüge in die Thymus hineingeraten.

Im histologischen Verhalten zeigt also die Thymus von Spinax große Aehnlichkeit mit der Thymus der übrigen Wirbeltiere.

V. Vergleichung der Befunde mit der Entwickelung und Deutung der Thymus bei anderen Selachiern und in anderen Wirbeltierordnungen.

Die Befunde bei Spinax niger weisen im allgemeinen eine große Uebereinstimmung mit der Thymusentwickelung der andern Selachier auf. Wie bei den pentanchen Haien Acanthias, Pristiurus, Scyllium und Mustelus entstehen jederseits 4 Knospen an der zweiten bis fünften Spalte. Abweichend sind die Verhält-

nisse bei Rochen, wo jederseits 5 Knospen entstehen, und bei Heptanchus, bei dem von der zweiten bis siebenten Spalte je eine Thymusknospe ihren Ursprung nimmt. Bei Spinax findet sich am Spritzloch auf dem jungen Stadium (Fig. 2) ein Ansatz zu einer Thymusbildung, wie es auch BEARD für die erste Kiemenspalte bei Raja batis angibt. Wie dort geht aber auch bei Spinax aus dieser Wucherung keine Thymusknospe hervor. Die Abschnürung der Knospen geht bei Spinax in ganz gleicher Weise vor sich wie bei den andern Selachiern. Es findet auch hier ein zeitiges Loslösen statt; die Knospen bleiben aber, besonders an der zweiten Kiemenspalte, noch lange durch einen kleinen Stiel in Verbindung mit dem Kiemenspaltenepithel, während die Thymusknospe schon beginnt, eine lappigen Bau anzunehmen. — Merkwürdig ist der Gegensatz zwischen diesem zeitigen Loslösen und dem Getrenntbleiben der einzelnen Metameren der Selachierthymus und den Verhältnissen bei Knochenfischen. Der Umstand, daß bei den meisten Formen der Telosteer nach den Untersuchungen von MAURER und HAMMAR die Knospen ein integrierender Bestandteil des Kiemenhöhlenepithels bleiben oder erst eine sehr späte Abtrennung erfolgt, während die einzelnen Metameren sehr frühzeitig miteinander verschmelzen, kann wohl als ein Zeichen dafür angesehen werden, daß diese Verhältnisse bei Knochenfischen nicht ursprüngliche sind.

Ein großer Unterschied in der Thymusentwickelung bei Spinax und den andern Haifischen zeigt sich darin, daß die Thymusknospen hier bei Spinax nicht zeitlich nacheinander entstehen und nicht in der Größe von vorn nach hinten zu abnehmen, wie es DOHRN bei den von ihm untersuchten Haien beschreibt. Die Thymusknospen entstehen bei Spinax an allen Spalten gleichzeitig und haben alle eine fast gleich große Ausbildung, die zweite und dritte Knospe sind etwas größer als die erste und vierte, aber dieser Größenunterschied ist ganz unbedeutend und verdient keine weitere Berücksichtigung.

Sehr klar läßt sich bei Spinax die entodermale Entstehung der Thymus nachweisen. Das Ektoderm hat hier nichts mit der Thymusbildung zu tun. Für die höheren Wirbeltiere wollen HIS und ROUX auch das Ektoderm mit für die Thymusbildung in Anspruch nehmen. Auch die Befunde bei den Urodelen, wo die Thymusknospen entstehen, noch ehe die Spalten geöffnet sind, weisen auf eine rein entodermale Entstehung hin, wie es übrigens auch für Säugetiere von andern Forschern angegeben wird. — Ein

Lumen und einen Ausführungsgang habe ich bei Spinax ebensowenig auffinden können wie DOHRN bei seinen Haifischen. Hingegen konnte ich die Beobachtungen DOHRNS über das Vorkommen eines Lumens und eines Ausführganges bei Torpedo bestätigen. Ich habe in Figur 12 auf drei aufeinanderfolgenden Schnitten dieses Lumen mit dem Ausführgang der Thymus von einem Torpedo ocellata wiedergegeben. Es läßt sich hieraus vielleicht der Schluß ziehen, daß die Thymus überall ursprünglich eine Drüse mit Ausführgang gewesen ist.

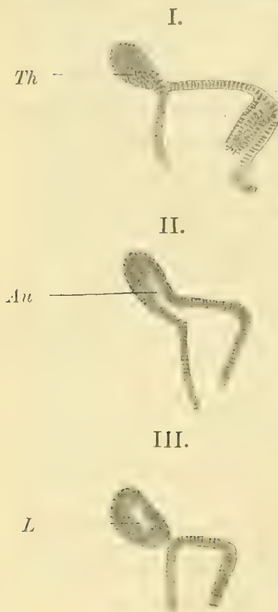


Fig. 12. Thymus eines Torpedo ocellata von 19 mm Länge, in drei aufeinanderfolgenden Schnitten. *Th* Thymus, *Au* Ausführgang des Lumen, *L* Lumen. ca. 60-fache Vergrößerung.

Es scheint der primitive Zustand darin gegeben zu sein, daß alle Kiemenspalten eine Thymusknospe bilden, wie wir es bei Heptanchus noch erkennen können. Zuerst wird dann die erste und letzte Kiemenspalte von der Thymusbildung ausgeschaltet, obwohl sich an beiden Kiemenspalten eine Anlage nachweisen läßt. Je höher man dann in der Wirbeltierreihe emporsteigt, um so mehr wird die Zahl der die Thymus bildenden Kiemenspalten im allgemeinen reduziert. Einen primitiven Zustand haben wir also auch bei Urodelen, wo die Thymus von der zweiten bis fünften Spalte gebildet wird, während bei den höher entwickelten Anuren nur die zweite Spalte eine Thymus ausbildet. Welche Kiemenspalten sich bei den übrigen Wirbeltierordnungen an der Thymusbildung beteiligen, ist im allgemeinen Teil ausgeführt worden (S. 79).

DOHRN sieht nun die phylogenetische Bedeutung der Thymus darin, daß die Thymusknospen dorsale, durch Muskelüberlagerung nicht mehr zur freien Entwickelung gekommene Kiemenblättchen darstellen. Dieser Deutung trat schon MAURER entgegen: „Die Deutung, welche DOHRN der Thymus bei Selachiern gibt, indem er in dem Organe dorsale, nicht mehr zur freien Entwickelung gekommene Kiemenblättchen sieht, erklärt nichts, insofern sie es ganz unverständlich läßt, warum diese Gebilde sich noch bei den höchsten Wirbeltieren erhalten, bei welchen es zur Bildung von

Kiemenblättchen überhaupt nicht mehr kommt. Es wären also bei diesen Tieren die Kiemenblättchen rückgebildet, nur diejenigen, welche sich bei Fischen infolge von Raumbeengung nicht mehr frei entwickeln konnten, hätten sich noch erhalten und bildeten sich in Gestalt der Thymus mächtig aus. Es sollte doch scheinen, daß gerade in der Tatsache ihrer Erhaltung der Beweis liegt, daß ihnen eine wichtigere Bedeutung zukommen muß, sonst würden sie sich ebenso rückgebildet haben, wie es die Kiemenblättchen taten.“ Außerdem macht er den Einwand, daß Kiemensprossen sich nur in einer gewissen Ausdehnung von der Wandung der Kiemenspalten ausbilden und nirgends auf weitere Strecken übergreifen. Man hat also kein Recht, diese dorsalen Epithelwucherungen als Kiemenrudimente zu betrachten. Zieht man die Verhältnisse bei Spinax und Torpedo in Erwägung, die Art und Weise der Anlage als festabgeschlossene, kompakte Knospen und die bedeutende Größe, so kann man unmöglich die stammesgeschichtliche Grundlage der Thymus nur in Rudimenten von nicht zur Entwickelung gekommenen Kiemenblättchen suchen.

Eine andere Deutung glaubt Prymak für die mit breiter Basis mit dem Epithel der Kiemenspalten verbundene Thymus bei Knochenfischen geben zu können: „Die massenhaft aus der Thymus nach außen in die Kiemenhöhle auswandernden Leukocyten spielen sehr wahrscheinlich die Rolle der Phagocyten, welche die zahlreichen Mikroorganismen von den Kiemen wegschaffen und dadurch dem ganzen Organismus der Fische einen sehr großen Dienst leisten, worauf schon Beard zum Teil seine Aufmerksamkeit gerichtet hat. Mit dem Zugrundegehen der Kiemen bei den höheren Wirbeltieren bekommt die Thymusdrüse eine tiefere Lage im Organismus. Im Lichte dieser Annahme würde für uns also die Lageveränderung der Thymusdrüse im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Wirbeltiere ganz klar.“

Die Thymus hat nun aber schon bei Selachiern, gerade bei den ursprünglichsten Wirbeltieren, eine tiefe Lage und hat sich bis auf den dünnen Stiel von dem Epithel der Kiemenspalten losgelöst, während die Kiemenspalten noch in voller Funktion stehen. Ein Auswandern von Phagocyten und eine Deutung im Sinne Prymaks ist also hier vollkommen ausgeschlossen. Man kann eher auf Grund der Entwicklung und des drüsigen Habitus des Organs annehmen, daß die Thymus ursprünglich einmal eine echte epitheliale Drüse gewesen ist, die im Dienste der Kiemen-

spalten gestanden hat, vielleicht mit der Fähigkeit, Schleim abzusondern oder chemische Stoffe auszuscheiden.

Wieder eine andere Deutung der Thymus finden wir bei Froriep. Dieser Forscher glaubt die Thymus als Ueberbleibsel der Kiemenspaltenorgane der Selachier auffassen zu dürfen. Die Frage, ob die Thymus irgendwelche Beziehungen zu den Kiemenspaltenorganen hat, soll im nächsten Kapitel behandelt werden.

VI. Das Verhältnis der Thymusknospen zu den Kiemenspaltenorganen.

Froriep zeigt in seinen Untersuchungen über die Epidermisverbindungen der Kopfnerven bei Selachiern an einem Querschnitt eines Torpedoembryo von 12 mm Länge (Stadium L. Balfours), wie die Kopfnerven jeweils zwei Verbindungen mit der Epidermis an den einzelnen Kiemenspalten eingehen, eine dorsale, die Seitenorgane, und eine ventrale, die schon von von Wijhe erwähnten Kiemenspaltenorgane [1]). Er kommt nun zu dem Schlusse, daß der ventrale Kontakt der Nerven mit der Epidermis identisch mit der Thymusanlage wäre. An der Kontaktstelle ist das Epithel stark verdickt. Auf späteren Stadien besteht nun zwischen dem Nerv und dieser Epithelverdickung kein Zusammenhang mehr, Nerv und Epithelverdickung sind durch die Vena jugularis vollkommen voneinander getrennt. Die Verdickung des Epithels wuchert nun nach der Auffassung Frorieps sehr stark weiter und bildet die Thymus. Dieser Forscher nimmt also für die Thymus auch eine teilweise ektoblastische Herkunft an, „da sich der Nerv von Haus aus nur mit der Epidermis verbindet"; er schließt sich hierin der Darstellung von His an.

Dieser Behauptung trat Antipa entgegen. Er zeigte, daß die Epithelverdickungen der Thymusanlage unabhängig von den Kiemenspaltenorganen entstehen. Ebenso finden wir schon bei De Meuron eine Bemerkung, die diese Froriepsche Behauptung bestreitet. Beard schließt sich Antipa an und bezeichnet die Behauptung Frorieps als falsch. Nach seiner Ansicht sind Thymusplakode und Sinnesplakode etwas ganz Verschiedenes.

1) Man vergleiche hinsichtlich dieser Ektodermverbindungen des Glossopharyngeus und der Reste des Vagus auch die in dem zoologischen Institut in Jena entstandenen Arbeiten von Klinkhardt (1905), Guthke (1906) und Brohmer (1908).

Ich bin bei meinen Untersuchungen ebenfalls zu dem Resultate gekommen, daß die Thymusanlagen mit den Kiemenspaltenorganen nichts zu tun haben. Ich fand die beiden Kontakte, wie sie FRORIEP angibt, sowohl bei Spinax als auch bei Acanthias wieder. Fig. 13 zeigt in III diese Verhältnisse bei einem Acanthias von 22 mm Länge. Die Figur zeigt die beiden Epithelverdickungen, das Seitenorgan *dEp*, und das Kiemenspaltenorgan *vEp*, an der dritten Kiemenspalte. An dieser Kiemenspalte tritt nun die Thymus als starke Verdickung ganz im Anfang auf (Fig. 13, I, *Th*). Nun steigt die Kiemenspalte auf und öffnet sich nach außen. Das Epithel ist hier wieder ganz regelmäßig, ohne jegliche Verdickung (Fig. 13, II), und erst auf viel späteren Querschnitten erscheinen nun die beiden Epithelverbindungen der Nervenäste an der Epidermis. Die Thymusverdickungen und diese Branchialverdickungen liegen also weit voneinander getrennt und haben keine Beziehungen zueinander. Auf späteren Stadien kann man diese Verhältnisse noch klar im Uebersichtsbild (Fig. 2) erkennen. Die Nerven sind hier, wie schon beschrieben, auf der Höhe der Thymus durch die Vena jugularis von der Thymusanlage getrennt, dann ziehen sie in schräger Richtung kaudalwärts und ventralwärts um die Vena jugularis herum und treten, weit von der Thymus entfernt, an die Epidermis der Kiemenspalten heran. Auf noch späteren Stadien sieht man dann dieses Herantreten der Nerven nicht mehr; die Verdickungen der Kiemenspaltenorgane bilden sich dann zurück,

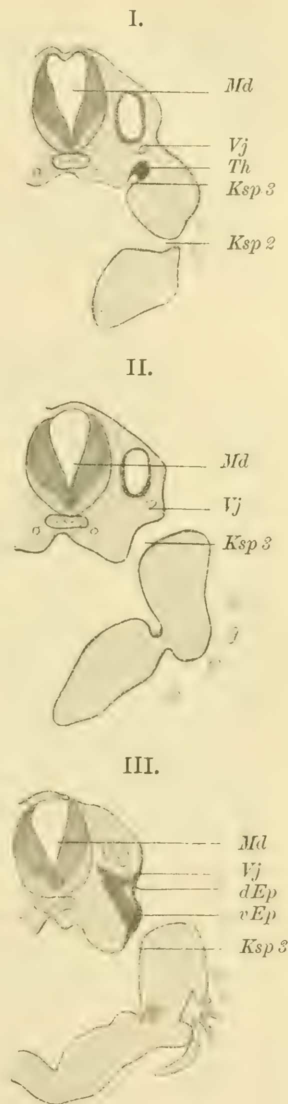


Fig. 13. Querschnitte durch einen Acanthias vulgaris von 22 mm Länge in der Gegend des Nervus glossopharyngeus. *Md* Medullarrohr, *Vj* Vena jugularis, *Ksp 2* und *Ksp 3* zweite und dritte Kiemenspalte, *Th* Thymus, *dEp* Seitenorgan, *vEp* Kiemenspaltenorgan. Vergrößerung ca. 20-fach.

wie es Klinkhardt in seinen Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Kopfganglien und Sinneslinien bei Selachiern beschreibt. Es lockert sich allmählich der intensive Zusammenhang zwischen Ektoderm und Ganglienanlage. Das Ektoderm kehrt zu seiner normalen Beschaffenheit zurück, aus der vielreihigen Zellschicht wird wieder eine zwei- bis dreireihige.

Die Deutung Frorieps, die Thymus als Ueberbleibsel der Kiemenspaltenorgane aufzufassen, ist also ebenfalls hinfällig.

VII. Die Herkunft der kleinen Thymuszellen.

Die bisher versuchten Deutungen gewähren uns über die Aufgabe und Funktion der Thymus keinen Aufschluß und geben uns in keiner Weise irgendeinen Anhaltpunkt, eine Entscheidung über die Frage zu treffen, ob die Thymus Beziehungen zu lymphoiden Organen hat. Eine Erklärung des Organs können wir nur von den kleinen Zellen der Thymus erwarten. Wie schon im allgemeinen Teil erwähnt, werden diese kleinen Zellen von einem großen Teil der Forscher als echte Lymphocyten aufgefaßt, und ihre Herkunft einerseits auf frühzeitiges Einwandern von Bindegewebe zurückgeführt, anderseits durch autochthone Entstehung aus der epithelialen Anlage erklärt.

Wenden wir uns zunächst der Frage nach der Herkunft der kleinen Zellen zu. Schon Stieda legte sich die Frage vor: Woher stammen die kleinen Rundzellen? Sind sie Abkömmlinge der epithelialen Anlage oder nicht? Wie alle älteren Forscher, auch Kölliker und Dohrn, nahm er von vornherein einen bindegewebigen Zustand der ausgebildeten Thymus an. Kölliker war zu der Ansicht gelangt, daß die ursprüngliche epitheliale Anlage sich in die kleinen Zellen der ausgebildeten Thymus verwandelt habe. Stieda behauptet nun dagegen, daß die lymphoiden Zellen der umgebenden Bindesubstanz entstammen. Die Reste der epithelialen Anlage sieht er nur noch in den Hassalschen Körperchen. Ihm schloß sich His an, der es für ganz selbstverständlich hielt, daß die kleinen Zellen aus dem Bindegewebe stammen. Auch Dohrn und im Anfang Maurer glaubten, der üblichen Auffassung folgend, eine solche Einwanderung annehmen zu müssen, die die adenoide Ausbildung des Gewebes zur Folge habe. Ein empirischer Beweis für diese Einwanderungstheorie ist von den älteren Forschern nicht erbracht worden, Stieda schreibt selbst: Beweisen kann ich die Behauptung nicht, sie bleibt nur eine Hypothese.

In neuerer Zeit ist nun wieder HAMMAR für eine Einwanderung eingetreten. Er führt ebenso alle die kleinen Zellen auf frühzeitig eingewandertes Bindegewebe zurück. Er zeigt an verschiedenen Bildern, wie an der jungen Thymus ein Durchwandern von mesodermalen Elementen stattfindet; es gelangen so von außen Lymphocyten ins Innere der Thymus und vermehren sich hier sehr stark, die Epithelzellen bilden dann nach seiner Auffassung nur noch das Retikulum. Daß das Durchwandern auf ein Einwandern zurückzuführen ist, glaubt HAMMAR durch genaue Zählungen und Messungen beweisen zu können: „die eingehenden Analysen der Siphonostoma- und Salmobilder, während der Periode der Thymushistogenese, welche ich angestellt habe, sprechen also einstimmig und entschieden zugunsten der Entstehung der Thymuslymphocyten durch Einwanderung, nicht durch autochthone Umwandlung von Epithelien."

Dem gegenüber steht nun die große Menge der Beobachtungen, die sich der Ansicht KÖLLIKERS anschließen und die kleinen Thymuszellen direkt aus den ursprünglichen Epithelzellen hervorgehen lassen. Schon DE MEURON spricht sich über die beiden Arten von Zellen in der Thymus in diesem Sinne aus: „Si dès l'abord on voit dans l'ébauche du thymus encore relié à l'épithélium branchial deux sortes de cellules, je ne crois pas que l'on doive en conclure à la présence d'éléments mésodermiques dans l'intérieur de l'organe. On doit penser plutôt, qu'il y a ici les cellules épithéliales primitives et les produits de leur prolifération." Im umliegenden Bindegewebe hat er keine den kleinen Thymuszellen ähnlichen Elemente auffinden können.

Auch PRENANT nimmt in seinen Untersuchungen über die Säugetierthymus eine autochthone Entstehung der kleinen Zellen an: „Il est probable que les cellules épithéliales, après s'être multipliées activement par cinèse, donnent naissance à des lymphoblastes."

MAURER vertritt in seinen späteren Arbeiten, z. B. über Lacerta, ebenfalls diese Auffassung: „Die epithelogenen Elemente der Thymusanlage bilden das adenoide Gewebe der Thymus."

In gleicher Weise zeigen die Untersuchungen von NUSSBAUM und PRYMAK an Knochenfischen, daß die kleinen Zellen direkt von Epithelzellen stammen. Die größeren noch indifferenten Epithelzellen lassen nach der Ansicht dieser Forscher durch Teilung — es wurden in den Epithelzellen zahlreiche karyokinetische Teilungsfiguren beobachtet — Zellelemente von geringerer Größe hervor-

gehen. Die Mehrzahl dieser verkleinerten Zellelemente geht allmählich in die lymphoiden Elemente über. Außer den vorhandenen Uebergangsformen zwischen den beiden Zellarten sind nach der Ansicht dieser beiden Forscher für die Frage nach dem Ursprung der kleinen Rundzellen noch folgende zwei Punkte wichtig: „1) in keinem Kerne eines lymphoiden Elementes der Thymus fanden wir Mitosen oder irgendwelche andere Teilungsbilder — ergo die Vermehrung dieser Elemente erfolgt in betreffenden Stadien nicht durch die Teilung der vorhandenen, sondern geht immer von indifferenten Epithelzellen aus, wobei in denselben äußerst energische Vermehrung auf mitotischem Wege zu beobachten ist; 2) in dem lockeren subepithelialen Bindegewebe, in welchem im zuletzt beschriebenen Stadium Blutgefäße und blasse, spindelförmige Bindegewebselemente vorhanden sind, fanden wir keinen einzigen Leukocyten, obwohl in der Thymusanlage eine große Masse derselben schon zu sehen war. Es ist also schon aus diesem Grunde die Ableitung der lymphoiden Kerne der Thymus von dem subepithelialen Bindegewebe ausgeschlossen. Eine solche Ableitung ist aber noch mehr unbegründet in Anbetracht der oben angegebenen Tatsachen, welche die verschiedenen Uebergangsformen von indifferenten Epithelzellen zu den typischen lymphoiden Elementen betreffen".

Bei Beard finden wir diese Auffassung ebenso vertreten. Der englische Forscher schildert die Art der Entstehung von Leukocyten aus den Epithelzellen der Plakoden folgendermaßen: „The first change in such a cell appears to be one in the cytoplasme. This becomes somewhat more refractive, and in favourable sections takes on a brownish tinge. At first no alteration is noticeable in the nucleus, which is oval, as in the other epithelial cells of the placode. Then the nucleus becomes rounded, and, gradually, the whole cell acquires this shape. With this and the more refractile nature of the cytoplasme the cell has taken on the characters of a leucocyte. Another peculiarity, already recorded by M. Heidenhain regarding leucocytes, is that the nucleus comes to occupy an excentric position."

Er vergleicht diese Entstehung der kleinen Thymuszellen aus Epithelzellen mit der Umwandlung der ursprünglichen Epithelzellen des Gehirns oder der Spinalnerven in Ganglienzellen.

Ghika kommt nach seinen Untersuchungen ebenfalls zu dem Schlusse, daß die kleinen Zellen direkt aus den Epithelzellen hervorgehen. — O. Schultze bezeichnet die Annahme einer Ein-

wanderung von Lymphzellen von außen in das Epithel als gezwungen und durch nichts gestützt.

Stöhr beantwortet in seiner Arbeit vom Jahre 1906 die Frage nach der Herkunft der kleinen Zellen mit aller Bestimmtheit in folgender Weise: „Die kleinen Zellen sind in loco durch vielfach wiederholte Teilung der Epithelzellen der Thymus entstanden. Von einer Einschleppung von Leukocyten durch Blutgefäße ist bei der großen Armut der Blutgefäße an Leukocyten sicher keine Rede, ebensowenig wie sich nur die leiseste Spur einer Einwanderung der in der Vorniere vorhandenen Leukocyten in die epitheliale Thymus finden läßt. Die Umgebung der Thymus ist stets ein ganz lockeres, zellenarmes Mesenchym, in dem ein Herantreten einer nur irgendwie nennenswerten Menge von Leukocyten nicht verborgen bleiben könnte. Es wandern ebensowenig Leukocyten in die Thymus hinein, wie etwas von den kleinkernigen Zellen die Thymus verläßt, auch die von der Thymus wegführenden Blutgefäße enthalten keine solchen Zellen."



Fig. 14. Spinax niger von 2,8 cm Länge. Histologisches Bild mit großen und kleinen Rundzellen und langgestreckten Epithelzellen, Entstehung des Retikulums. Zeiß, homog. Imm. $^{1}/_{12}$, num. Ap. 1,20.

Außer den hier angeführten Ansichten finden sich noch in vielen anderen Arbeiten Bemerkungen, die für die autochthone Entstehung der kleinen Thymuszellen sprechen.

Auf dem Standpunkt der autochthonen Entstehung stehen also weitaus die meisten Untersuchungen über die Thymuszellen. Die Resultate, die ich bei Spinax niger gewonnen habe, schließen sich dieser Auffassung vollkommen an. Eine frühzeitige Einwanderung mesodermaler Elemente ist hier bei Spinax von vornherein auszuschließen, da die Knospen fest gegen das umliegende Bindegewebe abgeschlossen sind, noch zu einer Zeit, wo die kleinen

Rundzellen schon zahlreich in der Thymus vertreten sind. Es scheint die Entwickelung der kleinen Zellen so vor sich zu gehen, daß in der ursprünglich kompakten, ganz epithelialen Anlage einzelne von den länglichen Epithelzellen sich zur Zellteilung abrunden, wie man es auch sonst bei sich teilenden Epithelzellen wahrnehmen kann. Die Teilprodukte dieser abgerundeten Epithelzellen wachsen nun nicht wieder zu typischen Epithelzellen aus, sondern behalten ihren Rundzellencharakter bei und liefern nun wahrscheinlich durch immer wiederholte Teilung die große Menge der kleinen typischen Thymuszellen. Durch dieses Abrunden und Teilen lösen sich die Zellen aus dem festen Verbande mit den übrigen Zellen, und es kommt so ein von den bleibenden ursprünglichen Epithelzellen gebildetes lockeres Retikulum zustande, in dem die kleinen Rundzellen teils frei liegen, teils mit ihrem Plasma sich den Retikulumzellen eng anlegen, wie wir es in Fig. 14 sehen. Diese Figur (Spinax von 2,8 cm Länge) läßt die länglichen Epithelzellen und die verschiedene Größe der Rundzellen, ebenso das durch die Abrundung der Zellen hervorgerufene lockere Retikulum erkennen. Die größeren Rundzellen sind Epithelzellen, die sich zur Teilung abgerundet haben, die kleinen sind bereits aus ihnen hervorgegangene Teilungsprodukte, die kleinen typischen Rundzellen. Fig. 15 zeigt zwei solche ganz gleiche Rundzellen in der Mitte des scharfumgrenzten Stiels der Thymus von Spinax. An eine Einwanderung dieser beiden Zellen von außen ist hier gar nicht zu denken. An ihrer Stelle hat ursprünglich, wie man auf jüngeren Stadien sieht, ebenfalls eine längliche Epithelzelle gelegen, wie die unter den beiden Rundzellen liegende Zelle *Ep*. Diese längliche Zelle hat sich abgerundet und durch Teilung die beiden vollständig gleichen Rundzellen (*Rz* und Rz_1) geliefert. Derartige Bilder, zwei ganz gleiche nebeneinander liegende Rundzellen inmitten von Epithelzellen, sieht man allenthalben in der Thymus, und es hat den



Fig. 15. Spinax niger von 3,6 cm Länge. Entstehung der kleinen Thymuszellen im Stiel, *Rz* und Rz_1 Rundzellen in gleicher Ausbildung, *Ep* langgestreckte Epithelzelle. Zeiß, homog. Imm. $^1/_{12}$, num. Ap. 1,20.

Anschein, daß sie sämtlich in der geschilderten Weise entstanden sind.

Können die direkten Beweise, die für die autochthone Entstehung erbracht werden, auch als noch nicht zwingend bezeichnet werden, so lassen doch die in allen diesen Untersuchungen gewonnenen Resultate die Annahme einer autochthonen Entstehung der kleinen Thymuszellen als vollkommen berechtigt erscheinen. Es steht dieser Annahme eigentlich nur die Arbeit von Hammar an Knochenfischen entgegen. Hier bei Teleosteern müssen aber die Verhältnisse, den andern Wirbeltierordnungen (speziell den ursprünglichen Selachiern) gegenüber, sicher als kompliziert und abweichend von der sonstigen Entwickelung der Thymus bezeichnet werden. Ist vielleicht hier, wo die Thymus mit breiter Basis dem Epithel der Kiemenspalten aufsitzt, und kompakte Knospen nicht gebildet werden, die Möglichkeit eines frühzeitigen Eindringens mesodermaler Elemente in die Thymuswucherung gegeben, so kann man die Theorie der Einwanderung doch schwerlich verallgemeinern. Nach der Entwickelung der kleinen Zellen bei den Selachiern und den andern Wirbeltierordnungen zu urteilen, kommt man keineswegs zu der Ansicht, daß alle die kleinen typischen Rundzellen auf eingewanderte Lymphocyten zurückzuführen seien.

Ich glaube die Frage nach der Herkunft der kleinen Thymuszellen so entscheiden zu müssen, daß diese kleinen Zellen in der Tat aus den ursprünglichen Epithelzellen der Thymusanlage durch wiederholte Teilung hervorgegangen sind.

VIII. Sind die kleinen Thymuszellen als Lymphocyten aufzufassen?

Sind die kleinen Thymuszellen also autochthon aus der epithelialen Anlage entstanden, so muß man die Frage aufwerfen, ob sie echte Lymphocyten sind, wie von den Anhängern der Einwanderungstheorie ohne weiteres angenommen wird, und ob ebenso die Anhänger der Transformationslehre berechtigt sind, diese kleinen Zellen als Lymphocyten aufzufassen. Die kleinen Rundzellen in der Thymus sind den Lymphocyten ohne Zweifel äußerst ähnlich und beide Zellarten zeigen in morphologischer Beziehung eine große Uebereinstimmung. Es genügt dies den meisten Anhängern der Transformationslehre, die kleinen Thymuszellen den

Lymphocyten in den Lymphdrüsen für vollkommen gleichwertig zu halten. Beard geht sogar so weit, die Thymus als Quelle aller Leukocyten für den Körper zu bezeichnen; er glaubt hiermit auch die Bedeutung der Thymus gefunden zu haben. Ihm hat sich Prymak für die Teleosteer angeschlossen. Diese Behauptung ist von Hammar, Bryce und Stöhr einstimmig widerlegt worden. Es wurden von diesen Forschern bei Säugetieren, Vögeln, Amphibien und Lepidosauriern Leukocyten im Blute konstatiert, viel früher als sie in der Thymus zu sehen sind. Die Deutung der Thymus als einzige Leukocytenquelle ist also mit Recht zurückzuweisen.

Die Herkunft und Lebensgeschichte der kleinen Zellen führte schließlich Stöhr dahin, der Auffassung der kleinen Thymuszellen als Lymphocyten entgegenzutreten und diese Zellen als echte Epithelzellen aufzufassen. Nach seiner Meinung ist es verfehlt, nur auf die mikroskopische Aehnlichkeit hin diese kleinen Zellen als Lymphocyten anzusehen. Die kleinen Zellen stammen von Epithelzellen, sind also auch Epithelzellen, und es ist kein Grund vorhanden, sie Thymuslymphocyten zu nennen. Einen Beweis für den epithelialen Charakter dieser Zellen glaubt er vor allem darin zu erblicken, daß diese Zellen wieder zu typischen Epithelzellen heranwachsen können, z. B. in der Bildung der Randschicht. Die Thymusrinde besteht nach der Schilderung Stöhrs auf gewissen Stadien aus den kleinzelligen, lymphocytenähnlichen Elementen. An ihrer Stelle treten auf späteren Stadien deutliche Epithelzellen auf. Diesen Wechsel deutet er so, daß die kleinen Zellen selbst zu typischen Epithelzellen herangewachsen sind. Auf Grund dieser Beobachtungen stellt Stöhr nun die in der Einleitung erwähnte Theorie auf, daß die Zellen der Thymus zu den Lymphocyten gar keine Beziehung haben.

Gegen seine Auffassung wandte sich nun wieder Hammar. Er greift besonders Stöhrs Meinung über das Heranwachsen der kleinen Zellen zu typischen Epithelzellen an. Er glaubt, der epitheliale Habitus der Randzone käme dadurch zustande, daß die Leukocyten, die vorher in großer Menge die Retikulumzellen verdeckten, bei der Involution auswanderten, und daß dann die Retikulumzellen, nachdem sie hierdurch freigelegt worden sind, einander bis zum epithelialen Gefüge näher rücken. Hammar erkennt also den Beweis für den epithelialen Charakter der kleinen Zellen nicht an. Er ist vielmehr geneigt, ganz gleichgültig, ob die kleinen Thymuszellen von den eingewanderten Leukocyten abstammen oder autochthon in der Thymus entstanden sind, diese

Zellen als Lymphocyten aufzufassen. Großen Wert legt Hammar hierbei auf das Vermögen der kleinen Zellen, bei der akzidentellen Involution die Thymus massenhaft zu verlassen. Und zwar führt er dieses Verlassen auf ein aktives Auswandern zurück. Er glaubt die Fähigkeit der amöboiden Beweglichkeit der kleinen Thymuszellen, wie sie den echten Lymphocyten zukommt, nachgewiesen zu haben. Demgegenüber gibt Basch an, daß er bei seinen Versuchen im Gegensatz zu den Lymphocyten keine aktive Beweglichkeit dieser kleinen Thymuszellen hat wahrnehmen können.

Zugunsten einer Analogie beider Zellarten scheinen auch die Versuche mit Röntgenbestrahlung, wie sie von Heineke und Rudberg ausgeführt wurden, zu sprechen. Alle Lymphocyten besitzen der Röntgenbestrahlung gegenüber eine große Empfindlichkeit. Schon wenige Stunden nach der Bestrahlung sind sie im Zerfall begriffen. In ganz gleicher Weise verhalten sich nun die kleinen runden Thymuszellen der Bestrahlung gegenüber. Unterstützt wird die Annahme einer Gleichartigkeit beider Zellarten endlich noch dadurch, daß die kleinen Thymuszellen ein basophiles Plasma besitzen sollen wie echte Lymphocyten.

Eine große Verschiedenheit beider Zellarten zeigt sich aber in chemischer Beziehung. Die chemischen Untersuchungen von Bang ergeben folgendes Resultat: Die Thymuszellen können nicht identisch mit den Zellen der Lymphdrüsen sein, da die Menge der Nukleinate, jener Stoffe, welche für das Kerngerüst echter Drüsen so charakteristisch sind, in der Thymus fünfmal so groß ist wie in den Lymphdrüsen. Außerdem fand er, daß die Thymuszellen auch qualitativ von den Leukocyten des Blutes verschieden sind, ebenso von den Knochenmarkzellen und den Zellen der Milz.

Bedeutungsvoll ist ferner die Verschiedenheit der Zellarten in bezug auf ihre Löslichkeit in Kochsalzlösung und destilliertem Wasser: „Die Lymphdrüsenzellen lösen sich schon in physiologischer Kochsalzlösung, das Nukleinat verhält sich ebenso. Thymuszellen behalten in 0,7-proz. Chlornatriumlösung ihre Form unverändert, werden aber von destilliertem Wasser aufgelöst. Sie enthalten ein Nukleinat, welches, in destilliertem Wasser gelöst, von 0,7-proz. Kochsalzlösung niedergeschlagen wird.“

Nach der Ansicht Hammars läßt sich nun auf solche chemische Verschiedenheiten eine histologische Trennung zweier Zellkategorien nicht gründen. Diese Unterschiede zeigen aber doch, daß die kleinen runden Thymuszellen von den Lymphocyten ab-

weichen, daß keine völlige Uebereinstimmung zwischen beiden Zellarten herrscht. Die kleinen Rundzellen der Thymus sind also etwas anderes als echte Lymphocyten und dürfen, da sie aus einer epithelialen Anlage ihren Ursprung nehmen, also in ganz anderer Weise angelegt werden als die Lymphocyten, nicht ohne weiteres mit den echten mesodermalen Lymphocyten identisch erklärt werden. Es zeigen sich die Beziehungen zwischen den kleinen Rundzellen und den echten Epithelzellen auch darin, daß, wie schon erwähnt, zwischen den Epithelzellen der Thymus und diesen kleinen Rundzellen kein strenger und unvermittelter Unterschied besteht, weder in der Größe der Formen noch in der Intensität der Färbung, noch in der Struktur des Chromatinnetzes, vielmehr finden sich von den kleinen Rundzellen alle Uebergänge zu den großen runden Epithelzellen.

Die kleinen Thymuszellen sind demnach als Epithelzellen mit Rundzellencharakter aufzufassen.

IX. Das Eindringen des Bindegewebes.

Schon mehrfach habe ich darauf hingewiesen, daß die Thymusknospen bei Spinax niger während der ersten Zeit der embryonalen Entwickelung stets fest gegen das umliegende Bindegewebe abgeschlossen sind.

Hatte es manchmal den Anschein, daß eine mesodermale Zelle in die Knospen eindringe, so stellte es sich bei genauerer Untersuchung auf den dünnen Schnitten stets heraus, daß die betreffende Zelle der Thymus nur dicht anlag, aber stets ganz deutlich mit ihrem Plasma von der Thymusknospe getrennt war. Man kann dies vielleicht so auffassen, daß eine solche Zelle von der stark wuchernden Thymusanlage weggedrängt wird, und daß so das dichte Anliegen an die Thymusknospe zustande kommt. Die feste Abgeschlossenheit dem Bindegewebe gegenüber geht nun in der Zeit verloren, wenn die Thymus beginnt, den lappigen Bau anzunehmen, und die Ausbildung der Septen anfängt. In der Art und Weise, wie die Septen gebildet werden, schließe ich mich vollständig der Deutung von Mietens an, daß die Hauptursache der Septenbildung in dem intensiven Wachstum der Thymus selbst zu suchen ist, und daß die Septen nicht aktiv in die Thymus einwachsen. Das umliegende embryonale Bindegewebe wird durch die stark wachsende Thymus verdrängt und zusammengepreßt. Durch diesen Druck an der Berührungsstelle mit der Thymus

wird eine Grenzschicht ausgebildet. An den Stellen stärkerer Bindegewebszüge wird nun das Thymusgewebe geteilt und wuchert in einzelnen Lappen weiter, welche das Bindegewebe in Form der Septen zwischen sich einschließen. In dieser Weise werden auch Blutgefäße mit roten Blutkörperchen und Muskelzüge von der Thymus umwachsen, und es geraten so die mesodermalen Elemente ins Innere des Organs. Es geht dann an den Blutgefäßen



Fig. 16. Spinax niger von 4,5 cm Länge. Das Eindringen des Bindegewebes in die Thymus. *Bs* Bindegewebsseptum, *Ms* und Ms_1 Mesodermzellen. Zeiß, homog. Imm. $^1/_{12}$, num. Ap. 1,20.

und Septen auch eine Neubildung von Blutgefäßen vor sich durch eine Sprossenbildung, wie sie in der Allgemeinen Pathologie von E. Ziegler beschrieben ist. In Fig. 16 sieht man zwei Bindegewebszellen (*Ms*, Ms_1) von dem Bindegewebszug (*Bs*) ins Innere des Organs frei eindringen. Diese Zellen suchen nun Fühlung mit einem Blutgefäß oder verbinden sich mit andern, in gleicher Weise sprossenden Mesodermzellen. Es entsteht so ein Plasmabogen, der schließlich hohl wird; in dieser Weise kommt eine Neubildung von Blutgefäßen der Thymus zustande.

Das Bindegewebe nimmt in der geschilderten Weise am Aufbau des Thymusretikulums teil, indem es als bindegewebiges Septum

die Läppchen kapselartig umschließt und von den Septen aus die Gefäße ins Innere ausgehen läßt. Eine weitere Anteilnahme an der Bildung des Retikulums ist also dem Bindegewebe nicht zuzusprechen, wie dies auch MIETENS in seinen Untersuchungen über das Retikulum der Thymus annimmt.

Durch Umwachsung läßt sich auch das Vorkommen von Muskelzellen in der Thymus erklären. Das Vorkommen von Muskelzellen ist schon von MAYER und PENSA erwähnt, und zwar glaubt der letztere Autor, daß diese Zellen sekundär in die Thymus hineingeraten wären.

Ihm widerspricht HAMMAR. Nach der Ansicht HAMMARS gehen diese Zellen aus den Retikulumzellen als eine besondere Modi-

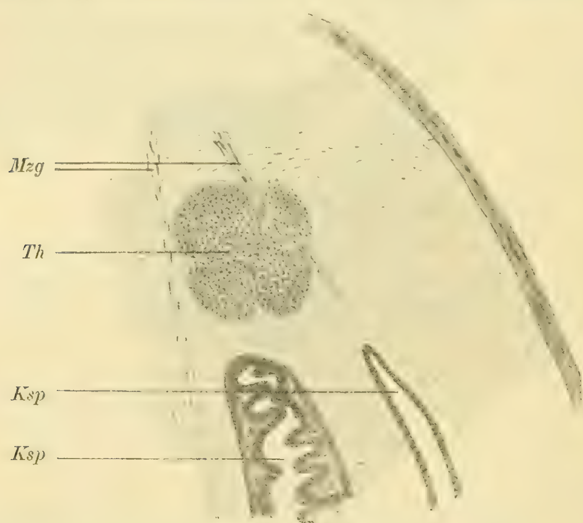


Fig. 17. Thymus eines Spinax niger von 4,5 cm Länge. Das Umwachsen der Muskelzüge. *Th* Thymus, *Mzg* Muskelzüge, *Ksp* Kiemenspalten. ca. 50-fache Vergrößerung.

fikation hypertrophischer Markzellen hervor. (Er nennt die Muskelzellen „myoide Zellen", da er sie trotz der morphologischen Uebereinstimmung nicht mit den echten quergestreiften Muskelzellen identifizieren zu dürfen glaubt.) HAMMAR läßt also Elemente vom morphologischen Bau der quergestreiften Muskeln aus dem Entoderm hervorgehen. Ein tatsächliches Einwachsen ist seiner Meinung nach nirgends bewiesen.

Dem gegenüber steht nun die Auffassung WEISSENBERGS. Er beweist zunächst, daß die bandförmigen, quergestreiften Thymus-

elemente echte Muskelzellen sind. Er führt ihre Anwesenheit in der Thymus auf ein Eindringen von außen zurück und hat dieses Eindringen auch an der Thymus bei Selachiern beobachtet, während er es bei Hühnerembryonen nicht konstatieren konnte. Ich habe ebenfalls an der Thymus von Selachiern das Einwachsen von Muskelzellen wahrnehmen können. Fig. 17 zeigt, wie bei einem Spinax niger von 4,5 cm ein Muskelzug von der Thymus umwachsen wird. Es ist auf diese Weise das Hineingeraten von echten Muskelzellen in die Thymus bei weiterem Wachstum des Organs ganz erklärlich [1]. — Die von MAYER und SCHAFFER erwähnten Sarkolyten sind als Zerfallsprodukte von quergestreiften Muskelfasern zu deuten. — Große Wahrscheinlichkeit hat dann auch die Ansicht WEISSENBERGS für sich, wenn er den zweiten Typus von Muskelzellen in der Thymus, die nicht langgestreckten, partiell quergestreiften Zellen als Myoblasten erklärt, die von vornherein eine geringe Tendenz zur Ausbildung von Myofibrillen haben, und auch diese Zellen als nicht in der Thymus autochthon entstanden auffaßt.

Die auf solche Weise in die Thymus eindringenden Bindegewebselemente spielen in der Thymus nur eine untergeordnete Rolle und rufen keine wesentliche Aenderung in Charakter des Organs hervor. Sie haben für das Organ sicherlich nur die Bedeutung des ernährenden interstitiellen Bindegewebes.

Eine größere Bedeutung kommt dem Bindegewebe erst bei der Involution des Organs zu. Zu dieser Zeit dürften wohl echte Leukocyten in die Thymus eindringen. Die Involution der Thymus bei Spinax niger und die Frage über die Natur der HASSALschen Körperchen ist von mir nicht verfolgt worden. An alten ausgewachsenen Haifischen habe ich die Thymus nicht mehr auffinden können.

X. Zusammenfassung.

Fassen wir die Hauptresultate der Untersuchung kurz zusammen, so ergibt sich folgendes:

1) Die Thymus der pentanchen Haie wird von 4 Knospen gebildet, welche dorsal von der zweiten bis fünften Kiemenspalte

---

1) Vor kurzem hat BROHMER das Eindringen von Muskelzügen in die Thymus der Selachier erwähnt und abgebildet. P. BROHMER, Der Kopf eines Embryos von Chlamydoselachus und die Segmentierung des Selachierkopfes, p. 34, und Taf. 34, 4. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLIV, 1909.

entspringen. An der ersten Kiemenspalte, dem Spritzloch, und an der sechsten Kiemenspalte finden sich rudimentäre Anlagen, welche bald verschwinden.

Die Thymusknospen haben anfangs Aehnlichkeit mit den Anlagen von Drüsen.

2) Ein frühzeitiges Einwandern von mesodermalen Elementen in die Thymusanlage ist ausgeschlossen; die Knospen sind stets scharf gegen das umliegende Bindegewebe abgeschlossen.

3) Die kleinen typischen Rundzellen in der Thymus sind autochthon aus den Epithelzellen der entodermalen Thymusanlage durch wiederholte Teilung entstanden.

4) Die kleinen Rundzellen der Thymus dürfen nicht mit den Zellen der Lymphdrüsen identifiziert werden.

5) Das Bindegewebe umhüllt die einzelnen Lappen der Thymus und bildet die Scheidewände zwischen denselben. Von dem Bindegewebe aus dringen Blutgefäße in das Gewebe der Thymus ein.

Nach alledem hat die Thymus nicht die Bedeutung eines blutbildenden Organs im Sinne der Lymphdrüsen, wie im allgemeinen von den Anhängern der Einwanderungstheorie und der Transformationslehre angenommen wird. Es besteht zwischen Thymus und Lymphdrüsen trotz der histologischen Aehnlichkeit ein großer Unterschied, wie es der Ursprung aus zwei ganz verschiedenen Keimblättern, aus Entoderm und Mesoderm, auch erwarten läßt. Die Lymphdrüsen haben die Versorgung des Körpers mit Lympho- und Leukocyten zur Aufgabe, die Thymus übt auf den Körper einen direkten physiologischen Einfluß aus, und zwar besteht die Hauptfunktion des Organs nach Luciani darin, toxische Substanzen im Körper zu zerstören und in unschädliche umzuwandeln.

Von besonderer Wichtigkeit ist diese Aufgabe der Thymus im Embryonalleben. Der Vergleich der Thymus mit einer Lymphdrüse liegt hier viel ferner, zumal hier an eine Ausfuhr der kleinen Zellen gar nicht gedacht werden kann. Ich glaube annehmen zu dürfen, daß die Bedeutung der Thymus in einer chemischen Funktion besteht, und daß die Tätigkeit der kleinen Zellen in der Thymus selbst zu suchen ist, in der Ausscheidung chemischer antitoxischer Stoffe.

Phylogenetisch lassen sich Beziehungen der Thymusdrüse zu echten Drüsen annehmen, wie in den vorhergehenden Kapiteln mehrfach erwähnt wurde. Vielleicht sind die entwickelungs-

geschichtlichen Grundlagen der Thymus in großen Drüsen zu suchen, die im Dienste der Kiemenspalten standen.

Die Thymus ist demnach etwas wesentlich anderes als eine Lymphdrüse.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Jena unter Leitung des Herrn Prof. Dr. H. E. ZIEGLER ausgeführt. Herrn Prof. Dr. H. E. ZIEGLER erlaube ich mir auch an dieser Stelle für das Interesse, das er meiner Arbeit stets entgegenbrachte, herzlichen Dank zu sagen.

Literaturverzeichnis.

AFANASSIEW, Ueber die konzentrischen Körper der Thymus.
— Weitere Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Thymus und der Winterschlafdrüse der Säugetiere. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XIV, 1877.
ANTIPA, Ueber die Beziehungen der Thymus zu den sog. Kiemenspaltenorganen bei Selachiern. Anat. Anz., Bd. VII, 1892.
BANG, Chemische Untersuchungen der lymphatischen Organe. Beitr. zur chem. Physiol. und Pathol., 1904, Bd. IV und V, zit. nach HAMMAR.
BASCH, Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Thymus. Jahrb. f. Kinderheilk., 1906, N. F., Bd. XIV, zit. nach HAMMER.
BAUM, Die Thymusdrüse des Hundes. Dtsch. Zeitschr. f. Tiermed., Bd. XVII, 1891.
BEARD, a) The Development and probable Function of the Thymus. Anat. Anz., Bd. IX, 1894, No. 15.
— b) The source of Leucocytes and the true Function of the Thymus.
— c) A Thymus-Element of the Spiracle in Raja. Anat. Anz., Bd. XVIII, 1900.
— d) The Origin and Histogenesis of the Thymus in Raja batis. Zool. Jahrb., Bd. XVII, 1902.
v. BEMMELEN, Ueber vermutliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Mitteil. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. VI, 1886.
BORN, Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikrosk. Anat., 1883.
BROHMER, Der Kopf eines Embryos von Chlamydoselachus und die Segmentierung des Selachierkopfes. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLIV, 1909.
— Die Sinneskanäle und die LORENZINIschen Ampullen bei Spinaxembryonen. Anat. Anz., Bd. XXXII, 1908.
DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers IV. Mitteil. aus d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 5, 1884.
FISCHELIS, Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte d. Gl. Thyreoidea und Gl. Thymus. Arch. f. mikrosk. Anat., SCHULTZE, Bd. XXV, 1885.
FRORIEP, Ueber die Kiemenspaltenorgane der Selachierembryonen. Verhandl. Anat. Gesellsch., Bd. V, 1891.
GHIKA, Étude sur le Thymus. Thèse, Paris 1901.
GLAS, Zur Frage der Sarkolyse. Anat. Anz., Bd. XXVI, 1905.
GULLAND, The Development of adenoid Tissue with special reference to the Tonsil and Thymus. Reports iss. by the Royal College of Physicians, Edinburgh 1891.

GUTHKE, Embryologische Studien über die Ganglien und Nerven des Kopfes von Torpedo ocellata. [Dissert. Jena 1906.] Jen. Zeitschr., Bd. XLII, 1906.

HAMMAR, a) Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüse. Anat. Anz., Bd. XXVII, 1905.

— b) Ueber die Natur der kleinen Thymuszellen. Arch. f. Anat. und Entwickelungsgesch., Jahrg. 1907.

— c) Zur Kenntnis der Teleostierthymus. Arch. f. mikrosk. Anat. und Entwickelungsgesch., Bd. LXXIII, 1908, Heft 1.

HERTWIG, O., Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere, Bd. IV, Jena 1906.

HIS, a) Anatomie menschlicher Embryonen, Leipzig 1880.

— b) Ueber den Sinus praecervicalis und über die Thymusanlage. Arch. f. Anat. u. Physiol. anat. Abt., 1886.

— c) Schlundspalten und Thymusanlage. Ibid. 1889.

HOEHL, Zur Histologie des adenoiden Gewebes. Ibid. 1897.

JAKOBI, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Thymusdrüse. Arch. f. Kinderheilk., Bd. XIII, 1891.

JOHNSTONE, The Thymus in the Marsupials. Journ. of the Linnean Society, Zool. Vol. XXVI, 1898.

JONSON, Studien über die Thymusinvolution. Arch. f. mikrosk. Anat. und Entwickelungsgesch., Bd. LXXIII, 1909, Heft 2.

KLINKHARDT, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Kopfganglien und Sinneslinien der Selachier. [Diss. Jena 1905.] Jen. Zeitschr., Bd. XXXIX, 1905.

KÖLLIKER, Handbuch der Gewebelehre, v. EBNER, 1902.

— Handbuch der Entwickelungsgeschichte, 1879.

LOCHTE, Zur Kenntnis der epithelioiden Umwandlung der Thymus. Centralbl. f. allgem. Pathol. und pathol. Anat., Bd. X, 1899.

LUCIANI, Physiologie des Menschen, Jena 1905.

MARCUS, Ueber die Thymus. Lebenslauf einer Thymuszelle. Verhandl. der Anat. Gesellsch., Würzburg 1907.

MAURER, a) Schilddrüse und Thymus der Teleostier. GEGENBAURS Morphol. Jahrb., Bd. XI, 1886.

— b) Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. Ibid. Bd. XIII, 1888.

— c) Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse. Ibid Bd. XXVII, 1899.

— d) Schilddrüse, Thymus und sonstige Kiemenspaltenderivate bei Echidna. R. SEMON, Zool. Forschungsreisen in Australien, Bd. III.

MAYER, Zur Lehre von der Schilddrüse und Thymus bei den Amphibien. Anat. Anz., Bd. III, 1888.

DE MEURON, Recherches sur le développement du Thymus, et de la glande thyréoide. Diss., Genève 1886.

MIETENS, Zur Kenntnis des Thymusretikulum und seiner Beziehungen zu dem der Lymphdrüsen, nebst einigen Bemerkungen über die Winterschlafdrüse. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLIV, 1908.

Nusbaum und Pyrmak, Zur Entwickelungsgeschichte der lymphoiden Elemente der Thymus bei den Knochenfischen. Anat. Anz., Bd. XIX, 1901.

Pensa, Osservazioni o proposito di una particolarità di struttura del Timo. Nota preventiva. Bolletino della Società medico-chirurgica di Pavia, 1902, 1904. Anat. Anz., Bd. XXVII, 1905.

Prenant, Contribution à l'étude du développement organique et histologique du Thymus, de la glande thyréoide et de la glande carotidienne. La Cellule, T. X, 1894.

Prymak, Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues und der Involution der Thymusdrüse bei den Teleostiern. Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.

Roud, Contribution à l'étude de l'origine et l'évolution de la thyreoidea latérale et du thymus chez le campagnol. Extrait du Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences naturelles, T. XXXVI, 137.

Rudberg, Studien über die Thymusinvolution. Arch. f. Anatomie und Physiologie, anat. Abt. 1907.

Schaffer, Ueber den feinern Bau der Thymus und deren Beziehungen zur Blutbildung. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Abt. Bd. CII, 1893, III.

Schultze, O., Entwickelungsgeschichte des Menschen, 1897.

Stieda, Untersuchungen über die Entwickelung der Glandula thymus, thyreoidea und carotica. Leipzig 1881.

Stöhr, a) Ueber die Thymus. Sitzungsber. d. physik.-medizin. Gesellsch. zu Würzburg.

— b) Ueber die Natur der Thymuselemente. Wiesbaden 1906.

— c) Lehrbuch der Histologie, 1906.

Verdun, Contribution à l'étude des dérivés branchiaux chez les vertébrés supérieurs. Thèse, Toulouse 1898.

Syrmington, The Thymus gland in the Marsupialia. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXXII, 1898, N. Ser. Vol. XII.

Weissenberg, Ueber die quergestreiften Zellen der Thymus. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LXX, 1907.

van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandl. der Akad. de Wettenschappen von Amsterdamm, Bd. XII, 1883.

Ziegler, E., Lehrbuch der allgemeinen und speziellen Pathologie. Neue Auflage.

Ziegler, H. E., Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere, Jena 1902.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg.)

Vergleichende Studien über den Bau der Niere von Echidna und der Reptilienniere.

Von

Boris Zarnik, Würzburg.

Hierzu Tafel 1—10 und 41 Figuren im Text.

Zu Anfang des Jahres 1909 beschaffte sich Herr Geheimrat Hess eine lebende Echidna, um die Augen zu untersuchen; den übrigen Teil des Tieres übernahm das Zoologische Institut Würzburg und Herr Professor Boveri riet mir, diese Gelegenheit zu benützen, um mit Hilfe der Mazerationsmethode, mit der neuerdings Peter bei der Niere höherer Säugetiere so ausgezeichnete Erfolge erzielt hatte, die Niere von Echidna zu studieren und zu ermitteln, ob sich der primitive Zustand der Monotremen auch in diesem Organ ausspräge. Im Laufe meiner Arbeit zeigte es sich, daß die Echidnaniere einige Merkmale aufweist, welche bei den Nieren der höheren Säugetiere nicht vorhanden sind. Um etwaige Anklänge an den Bau der Echidnaniere zu finden, richtete ich mein Augenmerk auf die Reptilienniere. Zu meiner großen Ueberraschung fanden sich in der Literatur so gut wie gar keine Angaben über den feineren Bau der Reptilienniere, und so sah ich mich veranlaßt, die Reptilien in dieser Beziehung einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Zunächst wandte ich meine Aufmerksamkeit der Sumpfschildkröte zu, und nachdem sich hierbei manche interessante Details ergeben hatten, dehnte ich meine Untersuchungen auf alle Hauptformen der Reptilien aus. Die Aehnlichkeit der Monotremen- und der Reptilienniere ist eigentlich keine so große, als daß sie berechtigen würde, diese beiden so verschiedenen Tiergruppen in einer gemeinsamen Arbeit zu behandeln, immerhin lassen sich einige Homologien feststellen, die auf einen phylogenetischen Zusammenhang hinweisen. Ich will bei der Darstellung die Reihenfolge einhalten, der ich selbst bei meinen Studien folgte, und zunächst die Monotremenniere be-

sprechen; es ist dies auch deshalb zweckmäßiger, weil der Bau der Säugerniere schon viel genauer bekannt ist und man auf diese Art von Bekanntem allmählich zu weniger Bekanntem geführt wird.

Ich möchte nicht versäumen, an dieser Stelle Herrn Prof. Boveri für die mannigfachen Anregungen meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Technik und Methode.

Die wichtigste Methode bei der Untersuchung der Niere ist ohne Zweifel die von Peter wieder zu Ehren gebrachte Mazeration mit Salzsäure, eine Methode, welche allen Rekonstruktionen nach Schnitten weit überlegen ist; sie ist ja auch einfacher und weniger zeitraubend.

Die frische Niere wird in Stücke, welche alle Schichten enthalten, zerschnitten und auf einige Stunden in gewöhnliche offizinelle Salzsäure gelegt. Reptiliennieren, die ja meistens kleiner sind als Säugetiernieren und auch nicht so kompakt, braucht man nicht erst zu zerschneiden, sondern man kann sie ganz einlegen. Aus der Salzsäure kommen die Objekte in destilliertes Wasser, worin sie allmählich mürbe werden. Ich wandte diese Mazerationsmethode in der Modifikation an, daß ich die Objekte zunächst auf eine Stunde in Salzsäure legte, hierauf auf eine Stunde ins Wasser, um sie dann wieder eine Stunde lang in Salzsäure zu belassen. Die Mazeration geht auf diese Art viel rascher von statten, indem jedenfalls die durch einstündiges Wässern gelockerten Objekte bei dem zweiten Verweilen in Salzsäure von dieser viel intensiver angegriffen werden. Diese Modifikation hat den Vorteil, daß die Konsistenz der Kanälchen gar nicht leidet, trotzdem die Bindesubstanzen äußerst intensiv mazeriert werden. Nachdem die Behandlung mit Salzsäure vollendet ist, läßt man die Objekte in destilliertem Wasser liegen; man kann sie tagelang darin halten, ohne daß sie sich merklich verändern würden. Im Sommer machte sich allerdings der unangenehme Umstand bemerkbar, daß die Objekte im Wasser schon nach einigen Tagen schimmelig wurden, sie waren bald so durchwachsen von Pilzfäden, daß ein Zerzupfen nicht mehr möglich war. Um das Schimmeligwerden hintanzuhalten, fand ich es nach längerem Probieren am zweckmäßigsten, die Objekte, nachdem sie ca. 12 Stunden in destilliertem Wasser gelegen waren, in eine Lösung von 1-proz. Formaldehyd und

2-proz. Chloralhydrat in destilliertem Wasser zu übertragen. In dieser Lösung halten sich die Objekte monatelang vollkommen unverändert und können jederzeit wieder untersucht werden. Das Einlegen in diese Lösung hat auch den Vorteil, daß die Kanälchen undurchsichtiger werden, während sie sonst so durchsichtig sind, daß man ihre Form nicht so leicht erfassen kann.

Das Zerzupfen der Objekte nahm ich in Glasschalen mit viel Wasser vor. Es sollen die freipräparierten Kanälchen im Wasser flottieren; auf diese Art gelingt es sehr leicht, ganze Kanälchen samt ihren Ausführgängen freizulegen, ja, ich habe bei Echidna einmal sogar 4 Kanälchen, die in ein Sammelrohr mündeten, samt diesem Sammelgang in ihrer ganzen Ausdehnung isolieren können. Bei einem Zerzupfen auf dem Objektträger ist so etwas so gut wie ausgeschlossen. Beim Zerzupfen bediente ich mich feiner Glasnadeln. Man kann bei einiger Uebung Glasnadeln von beliebiger Feinheit anfertigen, während Metallnadeln stets sehr grob und viel zu wenig elastisch sind. Das Zerzupfen nahm ich unter dem Zeißschen Prismenbinokularmikroskop vor. Ohne dieses Instrument wäre es wohl unmöglich, Kanälchen in größerem Umfange zu isolieren; es dürfte dies wohl auch der Grund sein, warum es früher niemand unternommen hat, den feineren Bau der Reptilienniere genauer zu erforschen.

Von den mazerierten Kanälchen Dauerpräparate anzufertigen, ist wohl müßige Arbeit, unter 20 isolierten Kanälchen gelingt es vielleicht eines glücklich auf den Objektträger zu übertragen. Ich verfuhr hierbei meistens derart, daß ich die isolierten Kanälchen mittels einer Pipette auf ein Deckglas, das in einer Embryoschale mit Wasser lag, übertrug und allmählich das Wasser aus der Schale absaugte; das Deckglas wurde dann mit Stützen versehen und vorsichtig auf einen Objektträger mit 50-proz. Glyzerin gelegt. Doch zeigen derartige Präparate meist nur traurige Zerrbilder der schönen isolierten Kanälchen, denn es gibt infolge des raschen Entwässerns in Glyzerin starke Schrumpfungen, ferner werden die Kanälchen zu fest an das Glas gepreßt. Ich sah daher später von der Anfertigung von Dauerpräparaten ab, da man ja die in Schälchen befindlichen Kanälchen auch mit starken Vergrößerungen — Wasserimmersionen — untersuchen kann. Um jedoch ein Kanälchen in günstiger Lage zeichnen oder photographieren zu können, muß man es irgendwie in dem Schälchen fixieren, denn schon durch geringe Erschütterungen werden die freiflottierenden Tubuli aus ihrer anfänglichen Lage gebracht. Die

in Salzsäure mazerierten Kanälchen haben nun die Eigenschaft, am Glase, das etwas alkalisch ist, festzuhaften. Es müssen daher alle Schalen und Glasnadeln, die man beim Zerzupfen braucht, vorher gründlich mit Säure gereinigt werden. Um die Kanälchen in beliebiger Lage zu fixieren, benützte ich Glasschalen, deren Boden mit etwas Lauge alkalisch gemacht wurde. Mittelst einer weiten Pipette wurde das Kanälchen in eine solche Schale, die Wasser enthielt, übertragen. Das Kanälchen sinkt nur langsam zu Boden und wenn man rasch zugreift, kann man es während des Sinkens beliebig drehen und am Boden fixieren. Die so fixierten Kanälchen wurden entweder gezeichnet oder photographiert. Auf einem viereckigen Brettchen, das an seinen Ecken durch 4 lange Schnüre getragen wird und durch ein Bleigewicht etwas beschwert ist, konnte ich solche Schälchen mit isolierten Tubuli in das mikrophotographische Kabinett ohne die geringste Erschütterung des Wassers transportieren. Auf die Art gelang es mir, nahezu jedes Kanälchen zunächst in seiner natürlichen Aufknäulung und nachher auseinandergelegt zu zeichnen bezw. zu photographieren.

Um mich vom Vorhandensein von Wimperepithelien zu überzeugen, zerzupfte ich auch frische Nieren von Reptilien. Allerdings kann man da nicht ganze Kanälchen isolieren, immerhin aber größere Stücke, deren Zugehörigkeit leicht zu ermitteln ist.

Außer den Mazerationspräparaten studierte ich auch Schnittserien, die ja für das Verständnis mancher Zusammenhänge unentbehrlich sind. Während ich zur Konservierung der Echidnaniere Carnoys Alkohol-Chloroform-Essigsäure sowie die Zenkersche Flüssigkeit mit dem besten Erfolge anwandte, erwies sich für die Reptilienniere das Bouinsche Pikrin-Formol-Essigsäuregemisch in jeder Beziehung als ein ideales Fixiermittel.

Um die Gefäßverteilung zu studieren, wandte ich Injektionen an; ich bediente mich der Ranvierschen Karmingelatine, der Berlinerblaumasse von Grübler & Co. und in Eiweiß angeriebener Tusche nach Grosser. Doppelinjektionen sind bei der Reptilienniere schwer durchzuführen, da stets die zweite Masse die erste aus den Kapillaren und Wundernetzen verdrängt, immerhin lieferten einzelne Partien ganz befriedigende Bilder.

Die Methode für die Untersuchung der Säugetiernieren hat Peter (34) in seiner großen Abhandlung, welche während der Abfassung dieser Arbeit erschienen ist, ausführlich geschildert und ich hätte dem wohl weniges beizufügen.

Für die Untersuchung einer Reptilienniere könnte man folgende Methode als die zweckmäßigste statuieren: Die Form der Niere wird äußerlich betrachtet und eventuell gezeichnet, hierauf wird die eine Niere in Bouins Gemisch konserviert, von der andern Niere wird ein kleines Stückchen abgetrennt und zum Zwecke des Studiums der wimpernden Teile des Kanälchens lebend zerzupft, während der übrige Teil der Niere in Salzsäure eingelegt wird. Beim Zerzupfen der mazerierten Niere wird zunächst eine Anzahl von Kanälchen herauspräpariert, und zwar derart, daß sie noch mit einem Stückchen des Sammelganges verbunden bleiben und daß sämtliche Schleifen und Windungen ihre natürliche Lage beibehalten. Es wird jedes Kanälchen zunächst aufgeknäult und dann auseinandergelegt gezeichnet. Hierauf sucht man die unten zu beschreibenden Zwergkanälchen von der Spitze eines Läppchens zu präparieren. Sodann sieht man nach, ob am Ureter Kanälchen sitzen, welche unmittelbar in diesen einmünden und studiert so ein Kanälchen in situ und auseinandergelegt. Um den Zusammenhang und die Lage der Kanälchen an den Sammelgängen festzustellen, wird ein Sammelgang freipräpariert, und zwar derart, daß man von den Kanälchen nur die initialen Sammelröhrchen stehen läßt. Die Kanälchen lassen sich leicht auf die Art abtrennen, daß man eine dünne Glasnadel gegen die betreffende Stelle des Kanälchens schnellt. Wenn man sich über diese Teile orientiert hat, sucht man sich über den Lappenzusammenhang zu unterrichten und präpariert sämtliche Sammelgänge eines Lappens frei, indem man sie auf die geschilderte Art von den Kanälchen befreit. Auf Schnitten, welche man in querer, sagittaler und frontaler Richtung anzufertigen hat, orientiert man sich über die Lage der Zwergkanälchen noch genauer, ferner versucht man die Kanalstücke, die man an den mazerierten Kanälchen unterscheiden konnte, im Schnitt wieder zu finden. Gute Dienste leistet hierbei die Färbung mit Mucikarmin, durch welche die für die Reptilienniere charakteristischen Schleimzellen sichtbar gemacht werden. Um die Gefäßverteilung zu studieren, macht man, falls man über viel Material verfügt, eine Injektion, sonst sucht man an dem mazerierten Objekt die Gefäße zu präparieren. Man kann ein Läppchen, das in Salzsäure mazeriert wurde, noch in 4-proz. Chloralhydratlösung nachmazerieren, das Objekt wird hierbei sehr durchsichtig, so daß man die Arterien durchschimmern sieht, und so mürbe, daß man durch einen kräftigen Zug alle arteriellen Zweige samt Glomeruli herausziehen kann.

Literatur.

Die Literatur über die Säugetierniere im allgemeinen ist sehr umfangreich. Doch sind für uns von Bedeutung hauptsächlich nur die Arbeiten PETERS (33, 34), der mehrere wichtige Details im feineren Bau der Niere feststellte und eine neue sehr zweckentsprechende Nomenklatur einführte. PETER unterscheidet an einem Säugetierharnkanälchen folgende Teile: das MALPIGHIsche Körperchen, das Hauptstück, das sich in eine Pars convoluta (früher Tubulus contortus I) und eine Pars recta gliedert, die darauffolgende HENLEsche Schleife, die drei Abschnitte unterscheiden läßt, den hellen, dünnen Teil, den trüben und den hellen, dicken Teil, und das Schaltstück, welches sich in das initiale Sammelrohr fortsetzt, das schließlich in das eigentliche Sammelrohr mündet. (Ich werde im folgenden dieses Stück zum Unterschied vom initialen Sammelrohr als Sammelgang bezeichnen.) Die Umbiegung der Schleife findet entweder im trüben, dicken Teil statt oder im Bereiche des in diesem Falle sehr langen hellen, dünnen Teiles. Die ersten Schleifen bezeichnet PETER als „kurze“, die letzteren als „lange Schleifen“. Bei einigen Tieren (Schwein, Mensch) kommen noch sogenannte Rindenschleifen vor, die innerhalb der Rinde umbiegen und meist keinen dünnen, hellen Teil haben. Im Mark unterscheidet PETER drei Schichten; der Uebergang des hellen, dünnen Teiles in den trüben, dicken findet nämlich bei allen langen Schleifen auf gleicher Höhe statt, es kommt dadurch eine dunklere Außen- und eine helle Innenzone zustande, die Grenze bildet die erwähnte Uebergangsstelle der langen Schleifen. Ferner liegt auch die Verbindung der Partes rectae mit dem hellen, dünnen Teil bei sämtlichen Kanälchen auf gleicher Höhe, was eine Scheidung der Außenzone in einen Außen- und Innenstreifen zur Folge hat. Wie PETER zeigte, ist der Prozentsatz der verschiedenen Schleifen nicht bei allen Tieren der gleiche; bei Raubtieren kommen sogar nur lange Schleifen vor.

Ueber den feineren Bau der Echidnaniere sind bis zu meiner kurzen vorläufigen Mitteilung (57) keinerlei Beobachtungen veröffentlicht worden.

Die Angaben über den feineren Bau der Reptilienniere sind sehr spärlich und meistens zerstreut in verschiedenen Abhandlungen über Drüsen, Eingeweide usw. Nachdem im Texte bei der Besprechung der einzelnen Formen auf alle diese Angaben näher

eingegangen wird, will ich hier nur die wichtigsten Schriften über unser Thema anführen.

Joh. Müller (28) widmet in seinem Werke „De glandularum secernentium structura" ein Kapitel der Reptilienniere. Es ist ihm aber nicht gelungen, den feineren Bau richtig aufzufassen.

Hüfner (14) untersuchte nach der Mazerationsmethode die Nierenkanälchen einiger Wirbeltiere, darunter auch der Schildkröte, und er gibt ein Diagramm davon.

Gampert (7) machte einige Studien an der Niere von Tropidonotus natrix und entwarf ein schematisches Bild der isolierten Nierenkanälchen.

R. Heidenhain (12) beschäftigte sich mit der Histologie und Histophysiologie der Niere und gibt auch eine Beschreibung einzelner Kanälchenstücke der Reptilien-, vor allem der Schlangenniere.

Solger (45) untersuchte die Nierenpigmente der Wirbeltiere, in seiner Arbeit finden sich auch einige sehr treffende Bemerkungen über den feineren Bau der Reptilienniere. In einer anderen Publikation (46) gibt er eine kurze Darstellung des Baues der Krokodilniere.

Disselhorst (5) beschreibt den Bau des Harnleiters der Wirbeltiere und kommt dabei auch auf einige histologische Einzelheiten der Niere der Eidechse, der Blindschleiche und der Sumpfschildkröte zu sprechen.

Regaud und Policard (37) geben eine detaillierte Darstellung des histologischen Baues der Schlangenniere. Obschon sie nicht auf den Bau der Konvolute und die Architektur der Niere näher eingehen, ist diese Arbeit immerhin als die wichtigste über den feineren Bau der Reptilienniere zu bezeichnen.

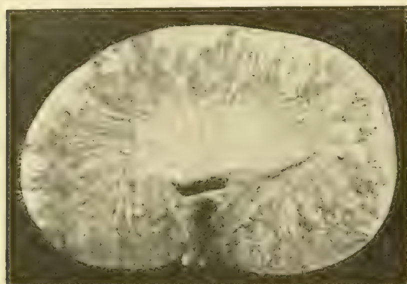
I. Die Niere von Echidna.

1. Material.

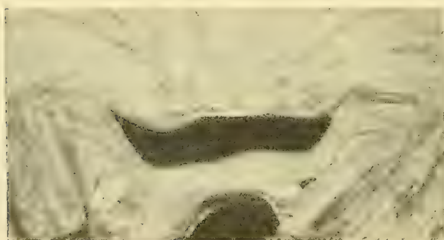
Das Tier, welches ich untersuchte, war ein geschlechtsreifes Männchen von Echidna aculeata. Wie die Untersuchung der Knochen ergab, waren die Epiphysenknorpel bis auf geringe Spuren geschwunden, das Tier war also nahezu ausgewachsen. Als ich das Tier, dem Herr Geheimrat Hess in Narkose die Augen herausgenommen hatte, bekam, war es noch lebend, die Temperatur maß ich zu 28,5° C.

2. Makroskopische Formverhältnisse.

Die Niere von Echidna ist eine einfache Niere ohne Calices und Columnae. In ihrer Größe entspricht sie etwa einer Kaninchenniere. Den Längsdurchmesser fand ich zu 31 mm, den Querdurchmesser zu 20 mm. Bei der Betrachtung eines Längsdurchschnittes (Textfig. 1) fällt die geringe Wölbung der Niere auf. Im Vergleich mit einer Kaninchenniere erscheint die Echidnaniere in der Querrichtung zusammengedrückt, denn die mittlere Partie des Markes ist relativ viel niedriger als beim Kaninchen.



Textfig. 1. Mittelschnitt einer Niere von Echidna. Vergr. 1,6 : 1.



Textfig. 2. Zentrale Partie eines Mittelschnittes einer Echidnaniere mit dem Nierenbecken. Vergr. 6 : 1.

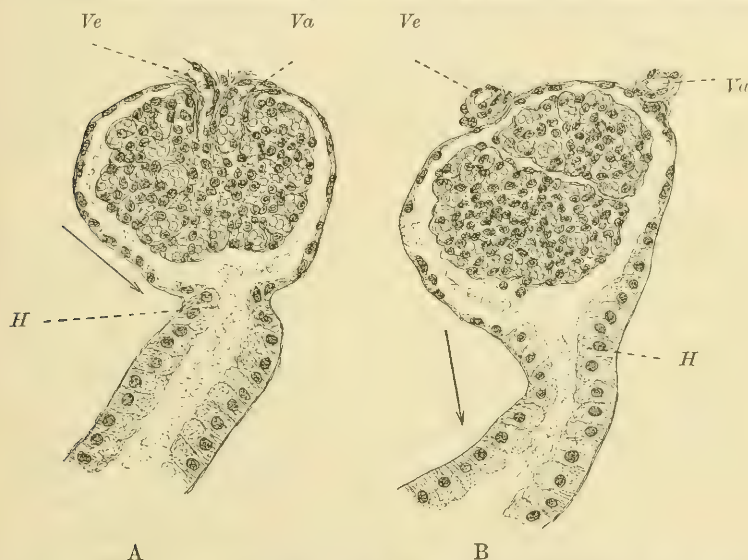
Die Form des Beckens der Echidnaniere ist schon von Hyrtl (16) nach der Korrosionsmethode untersucht worden. Das Bild, welches er davon gibt, entspricht aber eigentlich wenig den tatsächlichen Verhältnissen, denn man bekommt die Vorstellung, als wäre eine konische Papilla renis ausgebildet; die Korrosionsmethode ist offenbar sehr unzuverlässig. Merkwürdigerweise gibt Gegenbaur (8) an, daß die Echidna kein Nierenbecken hat, sondern daß die Sammelgänge direkt in den Ureter konvergent zusammenfließen. Auch Schimkewitsch (42) macht eine ähnliche irrtümliche Angabe: bei Echidna teile sich „jeder Harnleiter nach seinem Eintritt in die Niere in zwei Aeste, welche die Harngänge aufnehmen, ohne eine Erweiterung zu bilden“. Wie Textfig. 1 zeigt, ist von einer solchen Bildung keine Spur vorhanden, sondern die Echidnaniere hat einen wohlausgebildeten Pelvis renis, der relativ sogar viel umfangreicher ist als das Becken etwa einer Kaninchenniere.

In Textfig. 2 ist das Becken bei etwas stärkerer Vergrößerung

dargestellt; wie aus dieser Figur deutlich zu ersehen ist, fehlt der Echidnaniere eine richtige Papille; das Mark springt nicht konisch in das Becken vor, wie bei den höheren Säugern, sondern die Kanälchen münden an einer etwas konkaven Fläche in den Pelvis. Man könnte diese Ausmündungsstelle mit dem Krater eines Vulkanes vergleichen, denn es ist rings herum ein gegen das Becken vorspringender Wulst ausgebildet (vergl. auch Textfig. 16 auf p. 134).

Das Nierenbecken von Ornithorhynchus soll nach GEGENBAUR (8) hingegen mehrere papillenartige Vorsprünge des Markes aufweisen, es kommt jedoch zu keiner Sonderung in einzelne Pyramiden.

Die Nierensubstanz zeigt bei Echidna keine deutliche Schichtung,



Textfig. 3. Längsschnitte durch zwei Nierenkörperchen von Echidna. Die Pfeile deuten die radiäre Richtung an. *H* Hals, *Va* Vas afferens, *Ve* Vas efferens. Vergr. 250 : 1.

sogar das Mark ist makroskopisch nur schwer von der Rinde zu unterscheiden; im Mark selbst sind keine Differenzierungen zu erkennen. Textfig. 1 stammt zwar von einer konservierten Niere, doch war auch bei der frischen Niere im Mark keinerlei Schichtung zu beobachten.

3. Formverhältnisse der Nierenkanälchen vom Säugetiertypus.

Der Aufbau der Echidnaniere ist ein sehr lockerer, und schon nach kurzem Verweilen in Salzsäure lassen sich die Kanälchen

leicht isolieren. Wie bereits oben erwähnt, gelang es mir, eine Menge von Kanälchen in ihrer vollen Länge herauszupräparieren, ja selbst mehrere Kanälchen mit ihrem Sammelrohr konnte ich isolieren.

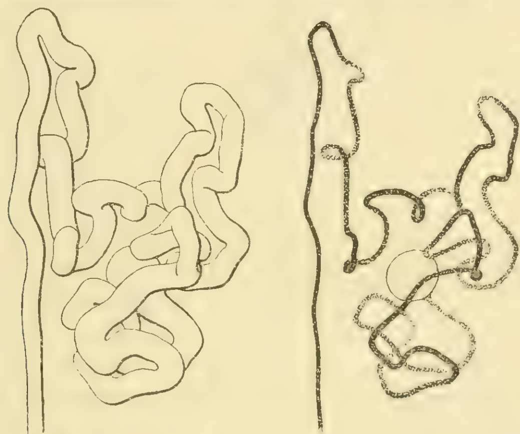
Ein Kanälchen der Echidnaniere läßt im wesentlichen die gleichen Abschnitte unterscheiden, wie jedes andere Säugetierharnkanälchen. Die Malpighischen Körperchen (Textfig. 3) haben eine rundliche Form; die meisten sind nahezu kugelrund (A), es kommen aber auch einzelne ellipsoidische Körperchen (B) vor. Das Nierenkanälchen tritt an der dem Gefäßpol entgegengesetzten Seite aus dem Malpighischen Körperchen. Die Achse, die wir uns durch diese beiden Pole gezogen denken, ist zur Peripherie der Niere stets so orientiert, daß sie gegen die radiäre Richtung geneigt ist; ja, diese Achse des Nierenkörperchens kann auch so gelegen sein, daß sie einen rechten Winkel mit dem Radius bildet. In Fig. 8 (Taf. 1) sehen wir bei 2 Glomeruli die Gefäßpole an der Seite der Kapsel gelegen (P_1, P_2).

Das flache Kapselepithel geht an dem Kanälchenpole in ein höheres Epithel über, welches sich dann in das Kanälchenepithel fortsetzt. Oft ist der Uebergang von dem Kapselepithel zum Kanälchenepithel ein sehr jäher (Textfig. 3 A). Bei dem Glomerulus B ist der Uebergang auf der einen Seite schroff, auf der anderen ganz allmählich. An der Ansatzstelle an die Kapsel zeigt das Kanälchen eine schwache Einschnürung, eine Art Hals.

Das Hauptstück des Kanälchens (Fig. 1 Taf. I) ist an seinem Ursprunge aus dem Malpighischen Körperchen am weitesten. Von da an nimmt es an Weite mehr und mehr ab, so daß der Uebergang in die Henlesche Schleife ein ganz allmählicher ist. Entsprechend der Verengerung des Konturs nimmt auch das Lumen des Kanälchens an Weite ab. Die Wandung läßt einige Differenzierungen erkennen, die 4 Partien des Hauptstückes unterscheiden lassen. Knapp an dem Nierenkörperchen ist das Kanälchen stets mit Körnchen erfüllt, so daß es sehr dunkel erscheint. Dieses kurze Stück setzt sich in ein etwa 4mal so langes Stück fort (Fig. 1 Taf. 1, a—b), das gar keine Körnchen enthält und eine rotbräunliche Färbung zeigt. Hierauf folgt eine Strecke (b—c), die zwar eine braune Färbung aufweist, aber fein gekörnt ist. Die nächste Partie des Hauptstückes ist wieder ganz farblos und enthält sehr viel Konkremente, diese Körnelung ist jedoch nicht so stark wie bei dem Anfangsstück, weshalb jene Partie bedeutend heller ist. Gegen die Schleife zu verliert sich die Körnelung all-

mählich und das Kanälchen wird nahezu glashell. Die Uebergänge zwischen den einzelnen Abschnitten (a, b, c) sind sehr scharf ausgeprägt, so daß man sie stets leicht erkennen kann. Auf Schnitten ist aber von dieser Differenzierung gar nichts zu sehen, sondern das Epithel zeigt in allen Partien des Hauptstückes die gleiche Beschaffenheit.

Bei anderen Säugetieren kommt eine derartige Differenzierung des Hauptstückes nicht vor, nur bei Raubtieren beschreibt Peter (34) eine Partie des Hauptstückes, die stark mit Fetttröpfchen erfüllt ist, und einen darauffolgenden fetttröpfchenfreien Bezirk. Die

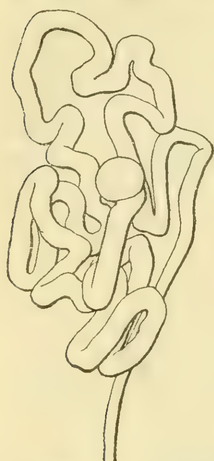


Textfig. 4. Konvolut eines Kanälchens aus der mittleren Rindenzone der Echidnaniere. Vergr. 44 : 1.

Körnchen von Echidna scheinen jedoch nicht aus Fett zu bestehen, denn sie schwärzen sich nicht mit Osmium, auch nehmen sie kein Alkannarot auf.

Die Aufknäuelung des Hauptstückes ist bei Echidna ungemein locker und es sind die Hauptwindungen leicht zu analysieren, da sie sehr wenig durch Seitenwindungen gestört werden. Während bei den höheren Säugetieren das Malpighische Körperchen meist am unteren Rande des Konvolutes gelegen ist, nimmt es bei Echidna eine mehr zentrale Lage ein, es gilt dies wenigstens von den Kanälchen, die tiefer in der Rinde sitzen. Textfig. 4 zeigt das Konvolut eines Kanälchens aus der mittleren Rindenpartie, das als Typus eines Echidnakonvolutes gelten kann. Vom Nierenkörperchen steigt das Kanälchen zunächst nach abwärts, wendet sich dann nach der Peripherie und beschreibt eine doppelte

Arkade, ehe es sich in die Pars recta fortsetzt. In Textfig. 5 sehen wir ein Konvolut aus der innersten Rindenzone, es hatte seine Lage an dem untersten Ende eines Rindenkeiles; dementsprechend hat es eine mehr ovale Form. Das Hauptstück beschreibt hier außer zahlreichen Seitenwindungen nur eine einfache Arkade. Bei Kanälchen aus der obersten Zone der Rinde zeigen jedoch die Konvolute eine wesentlich andere Ausbildung. Das Auffallendste ist hierbei, daß das Malpighische Körperchen nahezu am oberen Rande des Konvolutes gelegen ist, ein Verhalten, das bei keinem höheren Säuger zu beobachten ist. Fig. 2 (Taf. 1) zeigt uns 2 Kanälchen, deren Konvolute in der obersten Zone der Rinde gelegen waren. In Textfig. 6 habe ich den Verlauf





Textfig. 5. Konvolut aus der tiefsten Rindenzone der Echidnaniere. Vergr. 44 : 1.





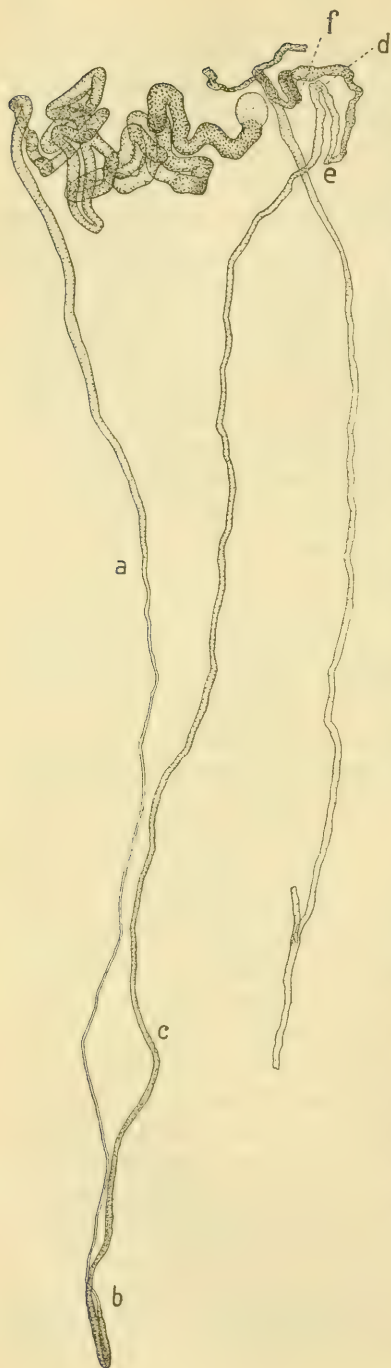
Textfig. 6. Silhouetten der Konvolute der in Fig. 2 (Taf. 1) dargestellten Harnkanälchen von Echidna. Vergr. 44 : 1.

dieser beiden Knäuel schematisch dargestellt. Abgesehen davon, daß sie erheblich kleiner sind als die tiefer gelegenen, ist die Aufknäuelung hier im wesentlichen eine transversale Zickzacklinie. In der

Fig. 2 (Taf. 1) sieht man auch die Anordnung der vier Abschnitte des Hauptstückes im Konvolut. Die braungefärbte Partie nimmt die Hauptmasse ein, die erheblich dünneren darauffolgenden Stücke beschränken sich im wesentlichen auf die letzte Windung des Knäuels. Im Vergleich zu den Konvoluten der höheren Säuger erscheinen hier die Kanälchen ungemein lose aufgeknäult und man hat den Eindruck, als ob die Schlingen künstlich etwas gelockert worden wären; doch glaube ich, daß eine derartige Lockerung bei der Präparation ausgeschlossen war, es wurde das Konvolut immer samt dem Schaltstück in toto herauspräpariert, erst wenn das Kanälchen vollkommen isoliert war, wurde das Schaltstück vorsichtig herausgezogen. Die Kanälchen sind übrigens so elastisch, daß die Knäuel von selbst wieder die ursprüngliche Form einnehmen, auch wenn man die Schlingen etwas gelockert hätte.

Die Pars recta des Hauptstückes verläuft geradegestreckt nach abwärts, ohne irgendwelche beträchtlichen Seitenkrümmungen. In einem einzigen Falle beobachtete ich, daß an einer Stelle an der Pars recta eine Schlinge vorhanden war (vergl. Taf. 1 Fig. 9f). Die Pars recta verschmälert sich bei ihrem Verlauf nach abwärts allmählich, dementsprechend wird auch das Lumen enger. Schließlich geht die Pars recta in ein dünnes, äußerst feines Kanälchen über (Taf. 1 Fig. 2a, Textfig. 7a), in den hellen, dünnen Teil der Henleschen Schleife. Dieses Stück ist glashell und hat ein niedriges zartes Epithel. Nach kürzerem oder längerem Verlauf erweitert es sich plötzlich zu dem trüben, dicken Teil der Schleife. Dieser Uebergang ist meist ein sehr schroffer (vergl. Taf. 1, Fig. 2b und Textfig. 7b). Der trübe, dicke Teil der Schleife ist von bräunlicher Färbung und fein gekörnt. In der Gegend dieses Stückes biegt die Schleife um. Die Umbiegungsform ist nicht immer die eines einfachen U, sondern es kommen auch eckige Formen vor, ferner Formen, wo das Kanälchen an der Umbiegungsstelle eine volle Schlinge bildet (vergl. Fig. 9d u. e Taf. 1). Das Kanälchen wendet sich dann wieder nach der Peripherie. Es wird im Aufsteigen heller und heller, sodaß also der Uebergang vom trüben in den hellen, dicken Teil ein sehr allmählicher ist.

Die Länge der Henleschen Schleife kann sehr verschieden sein. In Fig. 2 (Taf. 1) sehen wir sehr kurze Schleifen, während die in Textfig. 7 abgebildete Schleife ungefähr doppelt so lang ist. Im allgemeinen kann es als Regel gelten, daß die Schleife um so länger ist, je tiefer in der Rinde das dazu gehörige Konvolut gelagert ist. Das Zahlverhältnis der kürzeren zu den längeren



Schleifen ist am besten aus Textfig. 8 zu ersehen, welche einen auseinandergezupften und flach ausgebreiteten Marksektor darstellt. Die verschiedenen Längen verteilen sich entsprechend den geometrischen Verhältnissen. Es steht also die Anzahl der Schleifen gleicher Beschaffenheit im umgekehrten Verhältnis zu ihrer Länge. Aus der Textfig. 8 ist ferner zu ersehen, daß, je länger eine Schleife ist, sie um so näher an der Uebergangsstelle vom hellen, dünnen zu dem trüben, dicken Teil umbiegt. Je tiefer wir steigen, um so mehr nähert sich die Umbiegungsstelle dem dünnen Teil. Bei ganz vereinzelten Schleifen findet schließlich die Umbiegung im letztgenannten Abschnitt statt. Die Zahl dieser Schleifen, welche Peter als „lange Schleifen" bezeichnet im Gegensatz zu den „kurzen" mit der Umbiegung im trüben, dicken Teil, ist eine sehr geringe. Auch bei den längsten Schleifen ist übrigens die auf den distalen Schenkel sich fortsetzende Partie des hellen, dünnen Teiles relativ sehr kurz, so daß man diese langen Schleifen in dieser Beziehung nicht den gleichnamigen Bildungen der höheren Säugetiere an die Seite stellen kann. Was das Verhältnis der

Textfig. 7. Längeres Kanälchen von Echidna. Vergr. 25 : 1.



Textfig. 8. Ein zerzupfter Marksektor der Echidnaniere. Die Sammelgänge sind nur konturiert. Vergr. 25:1.

Zahl der langen zu der Zahl der kurzen Schleifen anlangt, so habe ich mehrere Zählungen angestellt, welche ich in der untenstehenden Tabelle wiedergebe. Es wurden hierbei stets kleine Sektoren des von der Rinde abgetrennten Markes zerzupft und flach ausgebreitet. Das Präparat wurde dann photographiert und die Zählung auf der Photographie vorgenommen. Da nnn auch innerhalb der Markstrahlen zahlreiche Schleifen in der Region des trüben, dicken Teiles umbiegen, so dürfte in Wirklichkeit das Verhältnis der kurzen zu den langen Schleifen noch bei weitem günstiger für die ersteren ausfallen, als dies bei den folgenden Zahlen der Fall ist.

Tabelle I.

Verhältnis der langen zu den kurzen Schleifen.

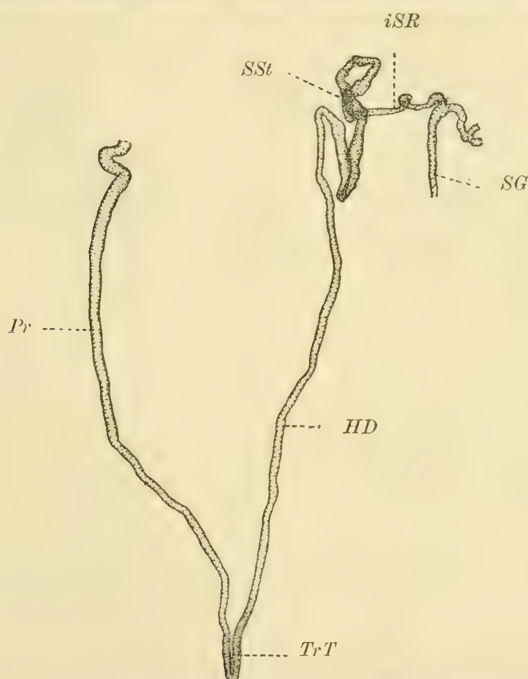
Zählung	Lange Schleifen	Kurze Schleifen
1	2	47
2	3	71
3	1	33
4	2	76
5	1	40
6	—	46
7	2	79
8	1	43
9	—	38
Gesamtzahl der Schleifen	12	473

Das Verhältnis der kurzen zu den langen Schleifen ist also 473 : 12, was ungefähr dem Verhältnis 40 : 1 gleichkommt. Wie gesagt, ist dieses Verhältnis nicht ganz richtig, weil keine in der Rinde umbiegende Schleife mitgezählt wurde; das richtige Verhältnis dürfte also ungefähr 50 : 1 betragen. In dieser Beziehung dürfte Echidna dem Schwein noch am nächsten kommen, wo auch die langen Schleifen sehr spärlich sein sollen. Peter konnte allerdings beim Schwein keine genaue Zählung vornehmen; nach den Verhältnissen bei den übrigen Placentalien zu urteilen, dürfte wohl die Echidna das Schwein in bezug auf die Zahl der kurzen Schleifen übertreffen. Für den Menschen fand Peter das Verhältnis 7 : 1, für das Rind 3 : 1, für das Kaninchen 2 : 1; bei Raubtieren gibt es aber nur lange Schleifen.

Wie ich bereits oben betonte, können die langen Schleifen von Echidna nicht den langen Schleifen der Placentalien an die

Seite gestellt werden, denn der dünne, helle Teil setzt sich auch bei den längsten Schleifen nur eine ganz kurze Strecke auf den distalen Schenkel fort, ein Verhalten, das etwa dem jener Schleifen der Außenzone des Kaninchenmarkes gleichkommt, welche im dünnen Teil umbiegen. Wir können also sagen, daß richtige lange Schleifen der Echidna eigentlich fehlen, daß hier nur die ersten Anfänge für diese Bildung, die sich bei den höheren Säugetieren so verschieden entfaltet, vorhanden sind.

Außer diesen Schleifen kommen noch ganz vereinzelte Schleifen vor, denen ein heller, dünner Teil vollkommen fehlt. Wir sehen in

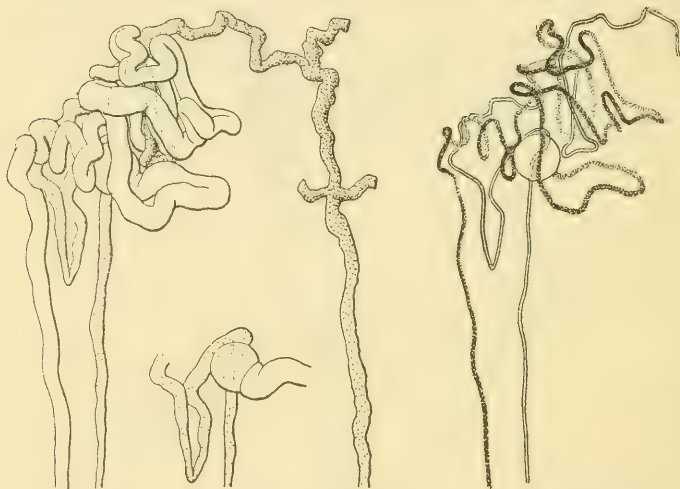


Textfig. 9. Rindenschleife von Echidna. *Pr* Pars recta, *TrT* trüber, dicker Teil, *HD* heller, dicker Teil, *SSt* Schaltstück, *iSR* init. Sammelrohr, *SG* Sammelgang. Vergr. 44 : 1.

der Textfig. 9 eine derartige Schleife dargestellt, die Pars recta des Hauptstückes geht hier ganz unvermittelt in den trüben, dicken Teil über. Solche Schleifen, die sämtlich innerhalb der Rinde in den Markstrahlen liegen, sind äußerst spärlich. Es ist mir im ganzen gelungen, nur 2 solche Schleifen zu finden. Derartige Rindenschleifen kommen nach PETER auch beim Schwein und beim Menschen vor; während sie beim Menschen ebenso spärlich ver-

treten sind wie bei der Echidna, sollen sie beim Schwein sehr häufig sein.

Der helle, dünne Teil der Schleife steigt gegen die Peripherie und es wird hierbei sein Epithel allmählich niedriger. In der Höhe des Glomerulus angelangt, biegt das Kanälchen um (Fig. 2, Taf. 1, und Textfig. 7, *d* bezw. d_1). Das Epithel wird sehr niedrig und das Lumen erweitert sich etwas; man kann diesen Teil als Zwischenstück bezeichnen. Doch schon nach einer kurzen Strecke biegt das Kanälchen nochmals um (*e* bezw. e_1) und geht in das Schaltstück über. Das Schaltstück übertrifft das Zwischenstück an Dicke, doch hat es keinen gleichmäßigen



Textfig. 10. Anordnungen der Windungen des Hauptstückes und des Schaltstückes im Konvolut der Echidnaniere. Distaler Schenkel punktiert. Vergr. 34 : 1.

Kontur, sondern es zeigt zahlreiche schwache Auftreibungen und Einschnürungen. Ferner zeichnet es sich durch etwas dunklere Färbung aus und kann von dem Zwischenstück leicht unterschieden werden. Das Schaltstück wendet sich zuerst gegen die Peripherie und biegt dann wieder um; der weitere Verlauf ist wechselnd, es können verschiedene Seitenwindungen und Schlingen dazu kommen. Die Textfig. 7, 9, 11, 12 u. 13 illustrieren die verschiedenen Formen des Schaltstückes besser als jede Beschreibung. In großen Zügen ist die Form der Aufknäuelung des distalen Endes des Kanälchens eine sehr konstante, es handelt sich stets um eine Doppelarkade.

Das Zwischenstück und das Schaltstück liegen bekanntlich zwischen den Schlingen des Konvolutes ihres Kanälchens, Textfigur 10 soll uns dieses Verhalten erläutern. Wir sehen, wie sich das obere Ende des distalen Schenkels an das Nierenkörperchen anlegt. Der Scheitel des ersten Bogens legt sich nicht direkt an die BOWMANsche Kapsel an, sondern erst die dem Scheitel zunächst gelegene Partie der beiden Schenkel dieser Arkade. Die Anlagerung an die Kapsel findet stets in der Nähe des Gefäßpoles statt.

Nach einigen kurzen Windungen geht das Schaltstück in das initiale Sammelrohr über. Das Kanälchen verdünnt sich hierbei, sein Epithel wird niedriger, doch ist die Färbung des initialen Sammelrohres bedeutend dunkler als die des Schaltstückes. Das initiale Sammelrohr macht einige Windungen und mündet dann



Textfig. 11.



Textfig. 12.

Textfig. 11 u. 12. Sammelgänge der Echidnaniere mit den distalen Teilen der in sie mündenden Kanälchen. *SSt* Schaltstück, *iSR* initiales Sammelrohr. Vergr. 34 : 1.

in den Sammelgang. Es kommt vor, daß **ein** Kanälchen an einem Sammelgang sitzt, dies ist jedoch sehr selten der Fall. Auch Sammelgänge mit nur 2 Kanälchen sind spärlich vertreten (vergl. Textfig. 11). Am häufigsten sitzen 4—5 Kanälchen an einem Sammelgang; mehr wie 6 Kanälchen habe ich nie zusammenmünden sehen. Wie aus den Textfig. 12 u. 13 zu ersehen ist, münden nicht alle Kanälchen einer solchen Gruppe an einem Punkt in den Sammelgang, sondern es vereinigen sich zunächst 2 oder 3 initiale Sammelröhrchen zu einem einheitlichen Rohr, um durch

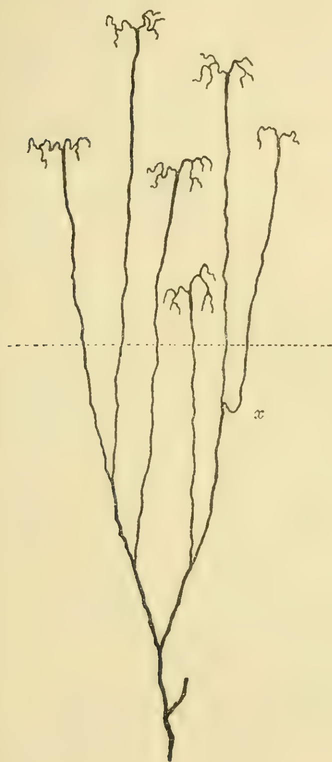


Textfig. 13. Sammelgang der Echidnaniere mit den distalen Teilen der in ihn mündenden Kanälchen. *SG* Sammelgang, *SSt* Schaltstück, *iSR* initiales Sammelrohr. Vergr. 34 : 1.

dessen Vermittlung mit dem Sammelgang in Verbindung zu treten. Die Vereinigung der initialen Sammelrohre geht stets so weit, daß schließlich nur 2 Gänge in den nach abwärts verlaufenden Sammelgang münden. Die Konvolute der Kanälchen, welche zusammen an einem Sammelgang sitzen, liegen stets auf gleicher Höhe innerhalb der Rinde. Es kommt nie zu Bildungen, wie etwa beim Schwein, wo sogenannte Arkaden ausgebildet sind, die aus verschiedenen Höhen der Rinde die Kanälchen aufnehmen.

Während die initialen Sammelrohre und ihre Verlängerungen sich in einer Zickzacklinie um die dazu gehörigen Konvolute auf-

knäueln, verläuft der Sammelgang geradeaus nach abwärts, nur in seiner obersten Partie zeigt er ab und zu Auftreibungen und macht einige unbedeutende Krümmungen (vergl. Textfig. 11 und Fig. 2, Taf. 1). In seinem Verlaufe nach abwärts verengt sich das Sammelrohr zunächst unerheblich, um sich tiefer wieder all-



Textfig. 14.



Textfig. 15.

Textfig. 14. Schema des Verlaufes der Sammelgänge in der Echidnaniere. Die punktierte Linie deutet die Grenze zwischen Rinde und Mark an. Vergr. ca. 10 : 1.

Textfig. 15. Silhouette der in Fig. 6 (Taf. 1) abgebildeten Sammelganggeäste.

mählich zu erweitern. Wie gesagt, münden die Nierenkanälchen in die Sammelgänge stets nur an dem oberen Ende der letzteren; im Verlaufe nach abwärts nehmen also die Sammelgänge keine weiteren initialen Sammelröhrchen auf.

Je 2 Sammelgänge fließen nach einem kürzeren oder längeren

Verlaufe zu Sammelgängen zweiter Ordnung zusammen; die Sammelgänge zweiter Ordnung verschmelzen weiterhin zu Sammelgängen dritter Ordnung, oder es können auch Sammelgänge verschiedener Ordnungen zusammenmünden, wie es die Textfig. 14 veranschaulicht (vergl. in dieser Beziehung auch Textfig. 8, p. 127 wo die Sammelgänge gleichfalls eingezeichnet sind). Die Vereinigung der Sammelgänge findet gewöhnlich unter einem spitzen Winkel statt. Bei den Sammelgängen niederer Ordnung fließen stets nur je 2 Kanälchen an einem Punkt zusammen. Bei Sammelgängen erster Ordnung kommt es vereinzelt vor, daß sie vor ihrer Verschmelzung eine kurze Schleife bilden (Textfig. 14 x). Man kann 7—8 Ordnungen von Sammelgängen unterscheiden. Die Sammelgänge höherer Ordnungen haben ein entsprechend weiteres Lumen, die untersten Vereinigungsäste stellen dann die sog. Papillargänge dar, welche in das Nierenbecken einmünden. In der Fig. 6 (Taf. 1) ist das Geäste einer Gruppe von Papillargängen abgebildet, es ist dies eine graphische Rekonstruktion nach einer Schnittserie. Zur leichteren Orientierung habe ich in der Textfig. 15 die Silhouette dieses Geästes dargestellt; aus einem Vergleich beider Bilder ist leicht die Zugehörigkeit der einzelnen Gänge zu ersehen. Während die Verzweigung der Sammelgangäste in den höheren Schichten stets eine dichotomische ist, zeigen die Sammelgänge höherer Ordnung hier und da auch dreiteilige Aufzweigungen (Fig. 6 u. Textfig. 15 a, b, c).



Textfig. 16. Area cribrosa der Echidnaniere. W Randwulst. Verg. 12 : 1.

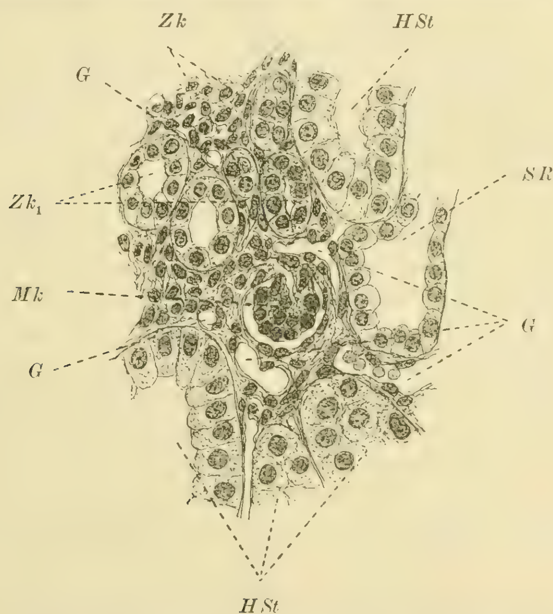
Die Papillargänge eröffnen sich in kleine Buchten der Area cribrosa. Ich zählte bei einer Papilla renis 49 Stück Papillargänge höchster Ordnung. In jede Einbuchtung der Area cribrosa münden 2—3 Papillargänge. In Textfig. 16 ist die Area cribrosa der Niere, von der auch die Fig. 6 (Taf. 1) und Textfig. 1 u. 2, p. 120, stammen, abgebildet. Wir sehen eine Anzahl von größeren und kleineren Einbuchtungen; bei den zentral gelegenen sind die Oeffnungen der Papillargänge leicht zu erkennen. Wie schon eingangs

erwähnt, ist die Area cribrosa eine konkave Fläche und wir sehen, wie ein vorspringender Wulst, den wir in Textfig. 2 bereits in der Ansicht von der Seite kennen gelernt haben, diese Siebplatte umgibt.

Was den histologischen Bau der Nierenkanälchen von Echidna anlangt, so stimmt er mit dem Verhalten der Kanälchen der übrigen Säugetiere überein. Man vergleiche in dieser Beziehung Fig. 8 (Taf. 1), die einen Schnitt durch die Rinde darstellt.

3. Formverhältnisse und Lage der Zwergkanälchen.

Bisher haben wir von der Echidnaniere lauter Charaktere kennen gelernt, die uns berechtigen, die besprochenen Kanälchen als typische Säugetierharnkanälchen, allerdings von besonderer



Textfig. 17. Schnitt durch Zwergkanälchen der Echidnaniere. *G* Gefäße, *HSt* und *SR* Hauptstücke und Sammelrohr gewöhnlicher Kanälchen, *Mk* Malpighisches Körperchen eines Zwergkanälchens, *Zk*, Zk_1 Anschnitte von Zwergkanälchen. Vergr. 370 : 1.

Einfachheit, anzusprechen. Bei den Mazerationspräparaten fand ich zunächst immer nur die geschilderten Bildungen. Beim Studium der Schnitte fiel es mir dann auf, daß in der obersten Schicht der Rinde Gebilde vorhanden sind vom Aussehen kleiner Glomeruli, umgeben von einem Gewebe mit zahlreichen dicht an-

geordneten Kernen (vergl. Taf. 1, Fig. 8 *Zk*). Lange suchte ich am mazerierten Material vergeblich nach diesen Bildungen, erst nach vielen fruchtlosen Versuchen gelang es mir schließlich, äußerst winzige und zarte Kanälchen zu isolieren, welche von derartigen kleinen MALPIGHIschen Körperchen entspringen.

In den Fig. 3 u. 4 (Taf. 1) sind mehrere isolierte Zwergkanälchen, wie ich diese Bildungen bezeichne, dargestellt. An einem solchen Kanälchen kann man nicht so viel Abschnitte unterscheiden, wie bei den großen Tubuli. Von dem Nierenkörperchen, dessen Durchmesser den Durchmesser des Kanälchens oft bis um das 3-fache übertrifft, entspringt das Kanälchen mit einem äußerst feinen und zarten Halsstück. Dieses Stück geht in einen dickeren, schwach bräunlich gefärbten Teil über, der die Hauptmasse des Kanälchens darstellt. Der darauffolgende Abschnitt ist wieder dünner und heller. Von Schleifen und ähnlichen Bildungen ist keine Spur vorhanden, sondern das ganze Kanälchen ist um die dazu gehörige BOWMANsche Kapsel aufgerollt. Das Lumen der Zwergkanälchen ist äußerst eng; die Wandung erscheint im Querschnitt aus nur wenigen Zellen gebildet. Textfig. 17 stellt den Schnitt durch ein Zwergkanälchen und seine nächste Umgebung bei stärkerer Vergrößerung dar. Vergleichen wir die umliegenden Anschnitte normaler Kanälchen mit dem Gewebe des Zwergkanälchens, so fällt sofort die dichte Anordnung der Kerne auf. Die Zellen des Kanälchens sind sehr plasmaarm und das Plasma selbst läßt keine besonderen Differenzierungen erkennen. Auch das Bindegewebe, welches das Kanälchen umgibt, ist sehr kernreich und hat entschieden einen embryonalen Charakter.

Die Zwergkanälchen münden stets in normal ausgebildete Sammelgänge. So sehen wir in Fig. 3 ein Zwergkanälchen *(Zk_1)*, das dem oberen Ende eines Sammelganges *(Sg)* aufsitzt, daneben findet sich noch ein kleineres Kanälchen *(Zk_2)*, dem leider bei der Präparation die BOWMANsche Kapsel abgerissen wurde. Zugleich mit diesem Zwergkanälchen sehen wir auch das initiale Sammelrohr *(iSR)* eines großen Kanälchens einmünden, ein Verhalten, das bei den meisten Zwergkanälchengruppen zu beobachten ist: stets befinden sich daneben noch große Kanälchen. In Fig. 4 sehen wir ein ziemlich großes Zwergkanälchen *(Zk_1)* selbständig in den Sammelgang einmünden. Eine Gruppe von 3 Zwergkanälchen, denen bei der Präparation leider auch die MALPIGHIschen Körperchen abhanden gekommen sind *(Zk_2, Zk_3, Zk_4)*, vereinigt sich mit dem initialen Sammelrohr eines großen Kanälchens *(iSR)* zu einem

einheitlichen Stamme und ein winziges Zwergkanälchen *(Zk_4)* sitzt direkt an dem initialen Sammelrohr des normalen Tubulus, und zwar schon in der Nähe des Schaltstückes. Die Zwergkanälchen finden sich nur in der oberflächlichsten Schicht der Rinde, direkt an der Peripherie. Hier sind sie sehr zahlreich, es entfällt auf etwa 10 große Kanälchen 1 Zwergkanälchen.

Was bedeuten nun diese Zwergkanälchen?

In der Niere der höheren Säugetiere treffen wir während der letzten Embryonalperiode und in den ersten Tagen nach der Geburt solche Bildungen an, es sind heranwachsende Kanälchen. Das Wachstum der Säugerniere während der embryonalen Entwickelung geht von der an der Peripherie befindlichen neogenen Zone (Hamburger) aus, welche schubweise neue Kanälchen liefert; die Ausbildung der Kanälchen erfolgt zentralwärts, so daß die neogene Zone stets die äußerste Peripherie der Niere einnimmt. Was speziell die Echidnaniere anlangt, so wissen wir aus den Untersuchungen Keibels (20), daß die Entwickelung der Nierenkanälchen auch in der gleichen Weise erfolgt. Wie Keibel angibt, geht aus seinen Präparaten mit voller Sicherheit hervor, daß das ganze Kanälchen unabhängig vom Sammelgang sich aus dem Nierenblastem entwickelt. Die Neubildung der Kanälchen hört bei den Placentalien mit der Geburt oder kurz nach der Geburt auf; die zuletzt ausgebildeten Glomeruli liegen zunächst noch an der Oberfläche der Rinde, doch schon nach 10 Tagen sind beim Menschen nach Külz (22) die Kanälchen so weit gewachsen, daß die Glomeruli durch die sich aufrollenden Hauptstücke von der Peripherie abgedrängt werden und eine Cortex corticis, eine oberste glomerulifreie Schicht der Nierenrinde, zustande kommt. So dürfte es sich auch mit den übrigen Säugetieren verhalten. Bei der Maus z. B. hört nach Hamburger (11) die Neubildung von Kanälchen am 9. Tage nach der Geburt auf.

Wegen der etagenweisen Ausbildung der Nierenkanälchen münden in der Niere von älteren Säugetierembryonen die heranwachsenden Kanälchen stets in die initialen Sammelrohre der obersten schon ausgebildeten Tubuli, ein Verhalten, wie wir es für die Zwergkanälchen der Echidna kennen gelernt haben. Hamburger (11) gibt eine Figur eines heranwachsenden Kanälchens aus der Niere einer 2 Tage alten Ratte, das genau die gleichen Einmündungsverhältnisse zeigt, wie das in Fig. 3 (Taf. 1) abgebildete Zwergkanälchen.

Aus alledem können wir folgern, daß die Zwergkanälchen von

Echidna heranwachsende Kanälchen sind, daß also die Echidnaniere die Eigentümlichkeit besitzt, auch im späteren Alter noch neue Kanälchen zu erzeugen, daß also bei Echidna in dieser Beziehung ein Zustand vorhanden ist, der bei den höheren Säugetieren nur in der Ontogenese auftritt.

Nachdem die Echidna, welche ich untersuchte, schon nahezu vollkommen ausgewachsen war, dürfte wohl die Annahme sehr wahrscheinlich sein, daß bei Echidna die neogene Zone der Niere zeitlebens persistiert, es wäre dies ein Zustand, wie er sich bei sämtlichen Reptilien findet, was wir in einem späteren Kapitel näher kennen lernen werden.

5. Größenverhältnisse der Kanälchen und ihrer Elemente.

Die Dimensionen der Nierenkanälchen von Echidna zeigen im Vergleich mit den Kanälchen der höheren Säugetiere manches Bemerkenswerte: Die Echidnakanälchen sind relativ viel kürzer und dicker als die Harnkanälchen der Placentalien, auch zeigen die Längenmaße der einzelnen Tubuli von Echidna bedeutend größere Unterschiede, als dies bei höheren Säugetieren der Fall ist. Die tiefgelegenen Kanälchen erreichen bei Echidna die doppelte Länge der hochgelegenen.

Das längste Kanälchen, welches ich gemessen habe, hatte eine Länge von ca. 30 mm, es war dies ein Tubulus mit langer Schleife. Leider habe ich es nicht so tadellos präparieren können, daß es exakte Messungen zugelassen hätte. Die kürzesten „kurzen Schleifen“ fand ich ca. 15 mm lang; die Rindenschleifen sind noch bedeutend kürzer; sie überschreiten nie die Länge von 10 mm. Leider waren die Rindenschleifen zu spärlich, so daß ich keine ganze herauspräpariert habe, es fehlte stets die Pars convoluta, doch aus einem Vergleich mit den kurzen Schleifen kann man mit ziemlicher Sicherheit den angegebenen Wert ermitteln. Während die Kanälchen so sehr in ihrer Länge differieren, sind ihre Dickenmaße sehr konstant.

Ich lasse hier 2 Tabellen folgen, aus denen die Dimensionen der Kanälchen zu ersehen sind. Zum Vergleich habe ich die Maße der Harnkanälchen einiger Placentalien nach Peter (34) daneben gestellt. Die Länge ist in Millimetern, die Dicke in Mikren ausgedrückt.

Tabelle II.
Länge der Harnkanälchen.

	Echidna					Schwein		Kaninchen	Katze	Mensch
						Kanälchen				
						hohes	tiefes			
Gesamtlänge	Rindenschleife ca. 10	15,7	17,2	20,4	26,3			29—39	40—52	52—58
Hauptstück		7,9	8,7	10,8	12,0	15,6	22,5	6,9	9	14
Pars convoluta		4,2	5,2	6,5	9,0					
Pars recta	2,0	3,7	3,5	4,3	3,0					
Dünner Schleifenteil	fehlt	0,5	0,5	0,9	3,7	3,3	9,3	1,2—12,3	3,6—12,4	2—10
Dicker Schleifenteil	1,9	4,6	4,9	6,2	8,2	1,6—3,7	6,4	5—3,6	6,5—5,2	9
Schaltstück	0,6	1,4	1,6	1,5	1,5	1,8	3,4	0,75	1,2	4,6
Initiales Sammelrohr	0,4	1,3	1,4	1,0	0,9					0,6

Tabelle III.
Dicke der Harnkanälchen.

	Durchmesser des Nierenkörperchens		Hauptstück			Henlesche Schleife			Schaltstück	Initiales Sammelrohr	Sammelgang	
	kleinster	größter	gekörnte Zone	braun. gekörnte Z.	Pars recta	dünner Teil	dicker trüber Teil	dicker heller Teil			oberer Teil	dünnst. Teil
Echidna	120—140	140—160	92	53	38	10	40	20—30	38—53	30	60	30
Schwein	171—212	210—270	53—66			18—19	34—35,5	28—24	48	31	72	
Kaninchen	91	116	35			9,8—14	20,5	13,5	20—33	20,5		
Katze	124	124	61—32			10	27	18	20—35	17—32		
Mensch	159	192	57			15	30	38	41		39	

Die Länge des geraden Sammelganges bis zur ersten Vereinigung, also des Sammelganges erster Ordnung, maß ich zweimal, ich fand die Werte 3,8 und 4,8 mm.

Aus den beiden Tabellen können wir einige interessante Details ersehen. Während bei den höheren Säugetieren, das Schwein ausgenommen, die Länge des Hauptstückes konstant ist, ist sie bei Echidna proportional der Länge des Kanälchens. Nur die Länge des Schaltstückes ist bei Echidna für alle Kanälchen mit Ausnahme der Rindenschleifen die gleiche.

Die Tatsache, daß die Pars recta bei den längsten Schleifen am kürzesten ist, zeigt, daß bei Echidna schon eine Andeutung der Ausbildung eines Außenstreifens vorhanden ist, d. h. daß ein Bestreben einer Annäherung des Ueberganges der Pars recta zum dünnen Teil sämtlicher Schleifen besteht.

Aus der Tabelle III ersehen wir, daß die Kanälchen von Echidna die dicksten sind von allen Säugerkanälchen, der Anfangsteil des Hauptstückes übertrifft die Hauptstücke der anderen

Tiere um ein volles Drittel an Dicke; merkwürdig ist, daß trotzdem der dünne Schleifenteil so schmal ist wie bei der Katze, 10 μ, während er bei den übrigen Säugern den doppelten Durchmesser hat.

Trotz der beträchtlichen Dicke der Kanälchen sind die Glomeruli sehr klein, sie erreichen samt der Kapsel kaum den doppelten Durchmesser des Hauptstückes, während bei den anderen Säugetieren ihr Durchmesser ungefähr das 4-fache der Dicke des Hauptstückes beträgt.

Die Größe der Zwergkanälchen ist sehr wechselnd, die Dimensionen sind leicht aus den Fig. 3 u. 4 (Taf. 1) zu entnehmen.

Die Zahl sämtlicher Kanälchen auch nur annähernd genau zu bestimmen, ist wohl ausgeschlossen, doch um eine ungefähre Vorstellung zu geben, wie viele Elemente eine Niere von Echidna enthält, diene folgende Berechnung. Angenommen, daß es 50 Papillargänge gibt und 8 Ordnungen von Sammelgängen, wovon sich 7 dichotomisch und 1 dreiteilig aufzweigen, angenommen ferner, daß an jedem Sammelgang erster Ordnung durchschnittlich 5 Kanälchen sitzen, so ergibt sich die Zahl von $50 \cdot 2^7 \cdot 3 \cdot 5 = 96000$ Kanälchen. Da nahezu die günstigsten Annahmen gemacht wurden, dürfte diese Zahl wohl etwas zu hoch gegriffen sein, immerhin ist es interessant, daß Peter (33) die Zahl der Kanälchen einer Katzenniere auf 200—300 Tausend schätzt, daß also die Echidnaniere bedeutend weniger Kanälchen besitzt wie eine Placentalienniere von ungefähr gleicher Größe.

6. Lagerung der Kanälchen zueinander und ihre Verteilung in der Nierensubstanz.

Die Lagerung der einzelnen Abschnitte eines Kanälchens ist schon bei der Beschreibung der Formverhältnisse besprochen worden. Es bleibt übrig, die gegenseitigen Verhältnisse der Kanälchen verschiedener Länge zu erörtern.

Wie schon angedeutet, steht die Länge der Kanälchen in einem gewissen Verhältnis zu der Lage der Konvolute innerhalb der Rinde, und zwar in dem Sinne, daß die Kanälchen um so länger sind, je tiefer in der Rinde ihr Konvolut gelegen ist. Da nun die Knäuel der in einen Sammelgang mündenden Kanälchen stets die gleiche Höhe innerhalb der Rinde einnehmen, so ergibt sich daraus, daß die in einen Sammelgang einmündenden Kanälchen mit Ausnahme der Zwergkanälchen ungefähr die gleiche Länge haben.

Lange blieb die Frage unentschieden, ob die Henlesche Schleife im gleichen Markstrahl liegt, wie der dazu gehörige Sammelgang, oder ob diese beiden Gebilde verschiedenen Markstrahlen angehören. Roth (41) und Szymonowicz (51) erklärten sich für die letztere Möglichkeit, doch Peter zeigte für alle von ihm untersuchten Säugetiere, daß stets die Schleife und ihr Sammelgang in dem gleichen Markstrahl gelegen sind. Ich fand dies auch bei Echidna bestätigt. Stellt man die Präparate in der Weise her, daß man die mazerierten Objekte in einem Schälchen mit viel Wasser zerzupft, so gelingt es leicht, kleine Sektoren der Niere so zu lockern, daß man einzelne Schleifen direkt herausziehen kann; in derart gelockerten Nierenstücken kann man sich durch aufeinanderfolgendes Zupfen an den oberen Enden der Kanälchen und der dazu gehörigen Sammelgänge überzeugen, daß sie im Marke dicht nebeneinander verlaufen.

So kompliziert der feinere Bau der Niere erscheinen mag, so wenig kommt es dabei zu einer Verschlingung der Kanälchen; die Kanälchen liegen in der Nierensubstanz so beieinander, wie sie nach ihren Mündungsverhältnissen zusammen gehören. Aus der Fig. 6 (Taf. 6) und Textfig. 15 ersehen wir klar, wie die zu den verschiedenen Stämmen gehörigen Büschel von Sammelgängen stets säuberlich getrennt bleiben, obschon sie dicht nebeneinander gelegen sind. Die aus den 4 Papillargängen I, II, III und IV entspringenden Sammelgangäste bilden getrennte Partien des Markes; ich habe am oberen Ende der Zeichnung die den 4 Papillargängen entsprechenden Büschel durch punktierte Linien abgetrennt. Die Verzweigung findet ferner derart statt, daß in jedem Querschnitt die zunächst zusammenmündenden Gänge am nächsten beieinander liegen.

Durch die gegenseitige Lagerung der Kanälchen kommt es bei den Placentalien zu einer Schichtung der Nierensubstanz. Von diesen Schichtungen läßt die Niere von Echidna nur eine Unterscheidung von Rinde und Mark zu.

In Fig. 7 (Taf. 1) ist ein Schnitt durch die Rinde dargestellt. Was vor allem auffällt, ist der ungemein lockere Aufbau der Nierensubstanz, was ja mit der oben angegebenen geringen Kanälchenzahl gut übereinstimmt. Bemerkenswert ist ferner, daß die Glomeruli bis in die oberste Rindenschicht reichen. Bei den höheren Säugern ist die oberste Rindenschicht frei von Nierenkörperchen, was sich daraus ergibt, daß die Glomeruli dort stets an dem unteren Rande der Konvolute sitzen. Seit Hyrtl

bezeichnet man diese glomerulifreie Schicht der Säugetierniere als Cortex corticis. Sie fehlt der Echidnaniere vollkommen. Wie schon erwähnt, liegen in der obersten Schicht Zwergkanälchen mit ihren Nierenkörperchen, doch man findet auch große Glomeruli dicht an der Peripherie der Nierensubstanz; in Fig. 8 (Taf. 1), welche die oberste Schicht der Rinde darstellt, sehen wir ein solches Nierenkörperchen (Gl_1). Diese Eigentümlichkeit kommt dadurch zustande, daß die MALPIGHIschen Körperchen um so höher im Konvolut liegen, je näher der Peripherie es gelagert ist. Bei den Knäueln der obersten Schichten liegen die Kapseln direkt an ihrem oberen Rande (vergl. Fig. 2, Taf. 1).

Wie bei den anderen Säugetieren, erscheint auch bei Echidna die Rinde durch Markstrahlen zerklüftet. Während jedoch bei den höheren Säugetieren die Rindenpartien sehr gleichmäßig gestaltet sind und die Markstrahlen alle von gleicher Stärke, sehen wir bei Echidna Rindenkeile von verschiedener Länge und Markstrahlen von wechselnder Stärke. Einzelne Rindenpartien können kleinere Rindenkeile um das Doppelte an Höhe übertreffen. Infolgedessen kommt es zu keiner so scharfen Scheidung von Rinde und Mark, beim frischen Objekt ist makroskopisch sehr wenig davon zu erkennen. Auch die Nierenkörperchen sind innerhalb der Rinde sehr unregelmäßig verteilt, während sie bei den höheren Säugern in jedem Rindenkeil zwei radiär verlaufende Reihen bilden.

Von einer Schichtung des Markes ist bei Echidna nichts zu erkennen. Da keine richtigen langen Schleifen vorkommen und selbst die Schleifen, die im hellen dünnen Teil umbiegen, so spärlich vertreten sind, kommt keine Innenzone zur Ausbildung. Doch auch ein Außen- und ein Innenstreifen der Außenzone sind bei Echidna nicht zu erkennen. Diese Bildung kommt bei den Placentalien dadurch zustande, daß alle Partes rectae auf gleicher Höhe in den dünnen, hellen Teil der Schleife übergehen. Bei Echidna findet nun dieser Uebergang in ganz verschiedener Höhe statt, so daß also keine solche Schichtung zum Ausdruck kommen kann. In Fig. 9 (Taf. 1) habe ich eine gleichmäßig auseinandergezupfte Partie der obersten Region des Markes dargestellt. Wir sehen eine Pars recta (a) tief unten in den dünnen Teil übergehen, während eine andere (b) schon am oberen Rande des Bildes sich verjüngt hat; von einer dritten Schleife (c), die auch einen dünnen Teil hat, ist nur erst der trübe dicke Teil zu sehen. Die Markstrahlen selbst enthalten auch alle Teile der Kanälchen, denn

viele kurze Kanälchen biegen schon innerhalb der Markstrahlen um, außer diesen Kanälchen liegen in den Markstrahlen noch die sogenannten Rindenschleifen, die allerdings sehr spärlich vertreten sind.

Die Dicke der Rinde, d. h. der höchsten Rindenkeile, verhält sich zur Höhe des Markes wie 9:11, ein Verhältnis, das im Vergleich mit den anderen Säugetieren sehr zugunsten der Rinde ausfällt. Auf eine Dicke des Markes von dem Werte 11 umgerechnet, betragen die von Peter angegebenen Verhältniszahlen: für den Menschen 2,9:11, für das Kaninchen 2,7:11, für die Katze 4,7:11, nur das Schwein übertrifft die Echidna in der relativen Dicke der Rinde mit einem Verhältnis von 14,6:11.

7. Zusammenfassung und Schema der Echidnaniere.

In der Niere von Echidna können wir zwei Typen von Kanälchen unterscheiden:

1) Kanälchen vom Säugertypus, welche wir wieder einteilen in

   a) Kanälchen mit Rindenschleifen, ca. $^1/_2$ Proz. der Gesamtzahl,

   b) Kanälchen mit kurzen Schleifen, d. s. Schleifen mit der Umbiegung im trüben, dicken Teil, ca. 97 Proz.,

   c) Kanälchen mit langen Schleifen, d. s. Schleifen mit der Umbiegung im hellen, dünnen Teil, ca. $2^1/_2$ Proz.

2) Zwergkanälchen, schleifenlose, noch nicht ausgewachsene Kanälchen.

Die Nierensubstanz läßt eine Rinde und ein Mark unterscheiden; die Rinde springt in Zacken von ungleicher Höhe gegen das Mark vor. Eine Schichtung des Markes kommt infolge der unregelmäßigen Höhenverteilung der einzelnen Schleifenabschnitte nicht zustande.

Alle diese Verhältnisse soll uns das auf Taf. 2 (Fig. 10) abgebildete Schema vor Augen führen. Das Schema habe ich in Anlehnung an die Diagramme Peters derart konstruiert, daß es in der Höhenrichtung einer 15-fachen Vergrößerung entspricht, in der Breitenrichtung aber einer 60-fachen. Allen dargestellten Kanälchen haben als Grundlage die Formverhältnisse bestimmter isolierter Kanälchen gedient, nur daß ich die Windungen so weit vereinfacht habe, als ich von allen Seitenschlingen absah.

Wir sehen alle vier Arten von Kanälchen, die ja ohne

weiteres leicht zu identifizieren sind. An jedem Kanälchen sehen wir ein schwarz gezeichnetes MALPIGHIsches Körperchen, aus dem das Hauptstück entspringt. Drei Partien des Hauptstückes sind durch verschiedene Punktierungen hervorgehoben: die gekörnte Partie, grob punktiert, die braune und die braune gekörnte Partie feiner punktiert und die helle gekörnte Partie wieder etwas gröber punktiert. Hierauf folgt der helle, dünne Teil der Schleife (der bei der Rindenschleife fehlt), dann der äußerst fein und dicht punktierte trübe, dicke Teil, der sich in den weiß gelassenen dicken, hellen Teil fortsetzt. Der letztere Abschnitt legt sich an seinem oberen Ende an die BOWMANsche Kapsel und geht durch Vermittelung eines Zwischenstückes (gleichfalls weiß) in das Schaltstück über (gefenstert). Das Schaltstück mündet in das initiale Sammelrohr, das dann mit den Sammelgängen in Verbindung tritt. Die Sammelgänge verschmelzen zu zweit zu Sammelgängen höherer Ordnung, die dementsprechend an Dicke zunehmen. Zu unterst finden wir Papillargänge, die in den Pelvis renis münden.

8. Beziehungen der Echidnaniere zu der Niere der höheren Säugetiere.

Vergleichen wir die geschilderten Ergebnisse unserer Untersuchung mit den Befunden, welche PETER an den Nieren höherer Säugetiere gemacht hatte, so finden wir, daß uns die Echidnaniere einige Säugetiercharaktere in nahezu schematischer Einfachheit wiedergibt. Der Verlauf der Konvolute zeigt fast keine Seitenwindungen, die Einmündung der Kanälchen in den Sammelgang findet ohne Vermittelung von Arkaden oder sonstigen Differenzierungen statt, die Schleifen wie die Sammelgänge verlaufen gestreckt nach abwärts, während wir bei den höheren Säugern bei diesen Gebilden starke Krümmungen und Schlängelungen antreffen. Spezifisch für die Echidnaniere ist die wechselnde Lage des Nierenkörperchens im Konvolut, während die Kapsel bei den höheren Säugern stets am unteren Rande des Knäuels liegt. Von den Kanälchenformen sind die langen Schleifen, die bei allen Säugetieren vorkommen, nur unvollkommen ausgebildet und äußerst spärlich, die Monotremen dürften also einem Vorfahrentypus der Placentalien entsprechen, bei dem die Ausbildung der langen Schleifen erst ihren Anfang genommen hat.

Der wichtigste Unterschied zu der Niere der Placentalien ist aber gegeben in der Schichtenlosigkeit des Markes und in der

Persistenz der neogenen Zone in der obersten Schicht der Rinde. Der letztere Befund ist schon in einem früheren Kapitel gewürdigt worden, er zeigt uns, daß sich die Echidnaniere auf einem Stadium befindet, das bei den höheren Säugetieren nur noch in der embryonalen Entwickelung durchlaufen wird.

Die Tatsache, daß die Kanälchen innerhalb des Markes noch nicht derart geordnet sind, daß eine Schichtung zustande käme, führt uns in Anbetracht der sonstigen so primitiven Organisation der Monotremen zu dem Schlusse, daß Nieren mit einer ausgeprägten Schichtung des Markes, wie wir sie etwa bei den Raubtieren antreffen, als ganz spezielle Differenzierungen zu betrachten sind, daß also Nieren mit weniger deutlicher Schichtung, wie etwa die Schweinsniere, als primitiver zu gelten haben.

Ferner glaube ich, daß wir auch der Tatsache, daß die Monotremen eine „einfache" Niere besitzen, einen gewissen phylogenetischen Wert beimessen dürfen, indem sie den Schluß wahrscheinlich macht, daß die gelappten multipapillären Nieren aus „einfachen" Nieren entstanden sein dürften, ein Schluß, der für die Ableitung der Säugerniere von der Reptilienniere von Wichtigkeit ist, worauf ich in einem späteren Kapitel eingehen werde.

Peter versucht die Entstehung der multipapillären Nieren dadurch zu erklären, daß er sie als durch eine bedeutende Massenentfaltung der Rinde bedingt ansieht, eine Erklärung, die mir an sich auch plausibel vorkommt; immerhin lauten die Befunde bei Echidna nicht besonders günstig für diese Annahme. Es müßten nämlich dieser Annahme zufolge Nieren mit gleichmäßiger Rindenschale die relativ geringste Rindenmasse aufweisen; dies trifft zwar für die meisten Placentalien zu, bei Echidna hingegen ist trotz der gleichmäßigen Oberfläche die Rindenmasse sehr groß, indem sich, wie bereits auf p. 143 ausgeführt ist, die Dicke der Rinde zur Höhe des Markes wie 9:11 verhält.

Es dürften wohl noch andere Ursachen bei der Entstehung der multipapillären Nieren mitgespielt haben, vor allem, glaube ich, das Moment, daß eine gewisse Grenze für die Länge der Kanälchen bestehen dürfte, die ja bei verschiedenen physiologischen Bedingungen eine verschiedene sein mag. Damit ist dann auch die Maximalgröße einer einfachen Niere mit radiärer Anordnung der Kanälchen gegeben. Sobald diese Größe erreicht ist, muß bei einer weiteren Größenzunahme der Tiere und einer ihr entsprechenden Vermehrung der Kanälchen, falls die radiäre Anordnung der Harnkanälchen gewahrt werden soll, eine Um-

ordnung der Kanälchen zu mehreren Teilnieren erfolgen, da die aufgerollten Kanälchen eine konische Form haben. Die andere Möglichkeit der Nierenentfaltung bei weiterer Vermehrung der Kanälchen läge darin, daß ihre konvergente Anordnung mehr oder weniger aufgegeben wird, ein Fall, den wir bei den Perissodaktylen antreffen, wo ein schlauchförmiges Nierenbecken ausgebildet ist, in das die Kanälchen bei nahezu paralleler Anordnung einmünden.

II. Die Niere der Reptilien.

Die Formenreihe der Reptilien ist eine so mannigfaltige, daß es wohl nahezu unmöglich wäre, die Nieren aller Typen einer genauen Untersuchung zu unterziehen. Bei der Wahl der zu untersuchenden Formen griff ich in erster Linie nach den am leichtesten zu beschaffenden Species; außerdem studierte ich auch einige exotische Formen, deren systematische Stellung auf interessante Befunde schließen ließ. Unter den behandelten Formen befanden sich Angehörige aller Hauptgruppen der Reptilien, nur die Rhynchocephalen konnte ich aus begreiflichen Gründen nicht miteinbeziehen. Von den Sauriern studierte ich die Niere von Lacerta agilis, von Anguis fragilis und von Platydactylus mauritanicus. Von den Ophidiern untersuchte ich Coronella austriaca, Tropidonotus natrix, Pelias berus und Boa constrictor, von den Schildkröten Emys lutaria und Testudo graeca, von den Panzerechsen das Nilkrokodil.

Der Zweck meiner Untersuchungen war, wie schon eingangs erwähnt, in erster Linie, die Form der Harnkanälchen der verschiedenen Gruppen zu studieren und einen Einblick in die Art und Weise ihrer Anordnung zu gewinnen, um womöglich Homologa der Säugetiernierenelemente zu finden. Die histologische Beschaffenheit der Kanälchenzellen, welche ja bereits mehrere Forscher beschäftigt hat, liegt daher außerhalb des Rahmens dieser Arbeit und ich werde die Befunde, die ich in dieser Beziehung gemacht habe, hier nur insoweit berücksichtigen, als es zu einer Unterscheidung der Kanälchenabschnitte notwendig ist.

Bei meiner Darstellung werde ich mich aus praktischen Gründen, um das Verständnis zu erleichtern und um Wiederholungen zu vermeiden, nicht genau an die übliche systematische Reihenfolge der Formen halten, sondern ich will zunächst die Eidechsenniere besprechen, dann die Niere der Blindschleiche, der Schlangen, der

Krokodile und der Schildkröten, um zum Schlusse die Niere des Platydactylus, die mehrere primitive Merkmale aufweist und Eigentümlichkeiten aller Reptilienordnungen vereinigt, folgen zu lassen.

1. Lacertilia.

A. Lacerta agilis.

Die Niere der Eidechse ist makroskopisch schon oft untersucht und abgebildet worden. LEYDIG (25) war der erste, der hierüber genauere Studien anstellte, er bildete die Niere ab, stellte ihre gelappte Form fest, er konnte die Harnleiter und Sammelgänge unterscheiden, er fand ferner, daß sich die Niere nach hinten allmählich verschmälernd in den Schwanz fortsetzt und daß im rückwärtigen Teil beide Nieren verwachsen sind. Die späteren Forscher haben sich nur mit der Entwickelung der Niere beschäftigt, es wären hier die Arbeiten von BRAUN (3), von v. MICHALKOVICS (26) und die neueren Untersuchungen von SCHREINER (44) zu erwähnen; die Entwickelung ist also zur Genüge erforscht worden, der Bau des fertigen Organes blieb jedoch unberücksichtigt.

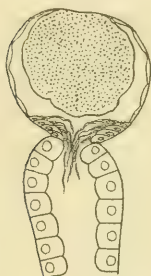
Der Beschreibung des makroskopischen Baues, die LEYDIG gegeben, wäre wohl wenig hinzuzufügen. Die Lappen nehmen von vorne nach hinten an Größe ab, und zwar ist die Anordnung der Lappen eine seriale. An der Ventralseite liegen die Ureteren, die sich im hinteren Drittel der Niere vereinigen und dann in die Kloake münden.

Formverhältnisse der Kanälchen.

Die Harnkanälchen der Eidechse sind stark aufgeknäuelte Röhrchen, die wie alle Reptiliennierenkanälchen aus dem Knäuel herausragende Schleifen vermissen lassen. Die Isolation der Kanälchen ist sehr leicht und man kann bei einiger Uebung sogar aus frischen, überlebenden Nieren große Stücke von Tubuli herauspräparieren.

In Fig. 11 (Taf. 3) ist ein auseinandergeschlagenes Kanälchen der Eidechse dargestellt. Es beginnt mit einer BOWMANschen Kapsel von runder bis ellipsoidischer Form. Nach einer schwachen Einschnürung setzt sich die Kapselmembran in ein dunkel gefärbtes, stark gewundenes Röhrchen fort. Ein Hals scheint also auf den ersten Blick nicht vorhanden zu sein, doch zeigt es sich bei genauerer Untersuchung, daß, wie Textfig. 18

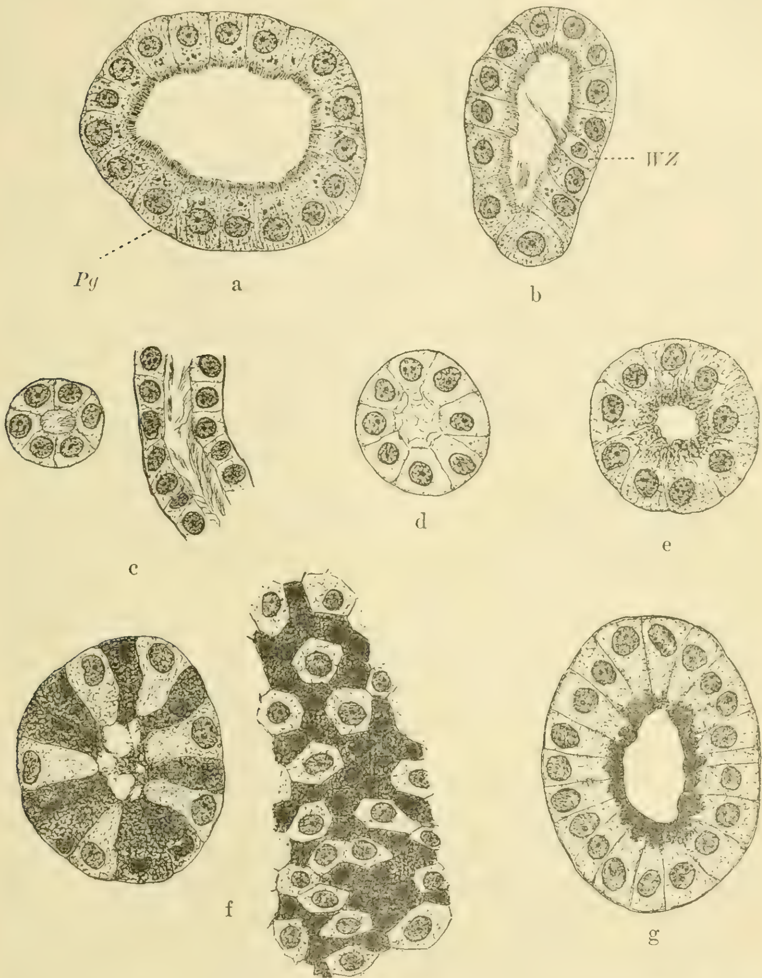
zeigt, an dem unteren Pol der Kapsel das flache Epithel in ein aus hohen schmalen Zellen bestehendes Wimperepithel übergeht; es sind dies lange Wimpern, die in das Lumen des Kanälchens hineinragen und sich im Leben in sehr lebhafter Bewegung befinden; sie schlagen in der Richtung des Kanälchens und nicht, wie LEYDIG (24) es irrtümlicherweise für die Schildkröte angibt, gegen die Kapsel zu. Wimperzellen sind in den Nieren von Eidechsenembryonen zuerst von KÖLLIKER (21) und REMAK (40) und später von LEYDIG (23) festgestellt worden. Dieses kurze Stück mit Wimperepithel, das wir bei anderen Reptilien in beträchtlich größerer Ausdehnung antreffen werden, bezeichne ich als Hals.



Textfig. 18. BOWMANsche Kapsel mit Hals aus der Niere von Lacerta. Halbschematisch. Vergr. 250 : 1.

Das lange gewundene Kanälchenstück, das auf den Hals folgt, hat ein hohes kubisches Epithel mit Bürstenbesatz (vergl. Textfig. 19 a). Gleich der Kapsel ist das Kanälchen ziemlich hell, doch wird es etwas weiter unten infolge von Pigmenteinlagerung trüb und dunkel. Dieses gewundene Kanälchenstück, das ich als Hauptstück bezeichne, geht, nachdem es zahlreiche Schlingen beschrieben hatte, in einen Abschnitt über, der noch die gleiche Trübung aufweist, wie das Hauptstück, doch ist im Leben darin eine starke Wimperung zu erkennen; hier sind nämlich zwischen die Zellen mit Bürstenbesatz einzelne wimpernde Zellen eingestreut (vergl. Textfigur 19 b). Diesen Kanälchenabschnitt (Fig. 11 *ÜSt*), der sich allmählich zuspitzt, nenne ich Uebergangsstück. Auf diese Partie folgt ein sehr feines durchsichtiges Röhrchen, dessen Wandung aus lauter Wimperzellen besteht (Textfig. 19 c); wie REGAUD und POLICARD (36) für die Schlangen gezeigt haben, besitzt jede wimpernde Zelle ein Büschel von feinen Cilien; ebenso verhält es sich auch mit den Wimpern der Nierenkanälchen der Eidechse. Schon nach kurzem Verlaufe erweitert sich das Röhrchen (Fig. 11 *SlSt*) und verliert sein Cilienkleid; doch haben die Zellen hier das gleiche helle Plasma (Textfig. 19 d) wie die Wimperzellen. Diesen ganzen hellen Teil des Kanälchens, der eine kleine Schleife bildet, bezeichne ich als Schleifenstück. Der dicke Teil des Schleifenstückes legt sich in situ mit seinem Scheitel der BOWMANschen Kapsel an und geht dann in ein Kanalstück über, das von wechselnder Dicke ist (Fig. 11 *SSt*). Seine Zellen haben ein

etwas dunkleres Plasma wie die Zellen des Schleifenstückes; wie R. HEIDENHAIN (12) festgestellt hatte, zeigen diese Zellen ebenso



Textfig. 19. Schnitte durch Kanälchenstücke der Eidechsenniere. BOUINs Gemisch, Haemalaun und Mucikarmin. Leitz. Imm. $^1/_{12}$, Vergr. 615:1. *a* Hauptstück (*Pg* Pigment), *b* Uebergangsstück mit einzelnen Wimperzellen *(WZ)*, *c* Quer- und Längsschnitt des bewimperten Teiles des Schleifenstückes, *d* unbewimperter Teil des Schleifenstückes, *e* Schaltstück, *f* ein Querschnitt und ein Flachschnitt des initialen Sammelrohres, *g* Sammelgang.

wie die Zellen des Hauptstückes in ihrem Plasma stäbchenartige Differenzierungen. In der dem Lumen zugekehrten Partie des Plasmas fand ich die Zellen mit Schleim erfüllt, der sich allerdings

mit Mucikarmin nur schwach rosa färbte, die Elemente dieses Tubulusabschnittes sind also Schleimzellen besonderer Art (vergl. Textfig. 19 e). Dieses Stück des Harnkanälchens bezeichne ich als Schaltstück. Die Fortsetzung davon ist ein sehr dickes Kanälchenstück, dessen Epithel aus hohen Becherzellen besteht, welche Schleim sezernieren. Während bei Schlangen, wie REGAUD und POLICARD (38) zuerst gezeigt haben, diese Kanälchenpartie je nach dem Geschlecht eine verschiedene Ausbildung zeigt, ist bei der Eidechse dieser Abschnitt in beiden Geschlechtern vollkommen gleich ausgebildet; zwischen den mit Mucikarmin tief rot sich färbenden sekrethaltigen Zellen finden sich einzelne helle sekretfreie Elemente (Textfig. 19 f). Die Kerne der sezernierenden Zellen erscheinen zusammengedrückt und sind in Degeneration begriffen. Ein sehr zierliches Bild gewähren Anschnitte solcher Kanälchen, man findet da helle und sekrethaltige Zellen durcheinandergemengt, der Felderung eines Schachbrettes vergleichbar. Dieses Kanälchenstück bezeichne ich als initiales Sammelrohr (Fig. 11 *iSR*); es mündet direkt in den Sammelgang, welcher gleichfalls aus Schleimzellen besteht, doch sind hier keine Becherzellen ausgebildet, sondern der Schleim wird nur an der zentralen Partie der Zelle abgesondert (vergl. Textfig. 19 g); immerhin ist es sehr wahrscheinlich, daß das Epithel des letzten Kanälchenabschnittes nur eine sekundäre Differenzierung des Zellbelages der Sammelgänge ist, daher habe ich die Bezeichnung „initiales Sammelrohr" gewählt. In einem späteren Kapitel werde ich versuchen, diese Auffassung näher zu begründen.

Die Aufknäuelung der Kanälchen vergegenwärtigen uns die Fig. 12 u. 13 (Taf. 3). Neben dem Knäuel ist das aufgerollte Kanälchen dargestellt, damit man sich leichter über die topographische Lage der einzelnen Abschnitte orientieren kann. Das Hauptstück wendet sich zunächst nach abwärts, legt sich dem Sammelgang an, beschreibt eine Schlinge und steigt dann mit einzelnen Seitenwindungen wieder gegen die Kapsel. In der Höhe der Kapsel angelangt, biegt es in die Querrichtung ein, in das Uebergangsstück sich fortsetzend, dessen distales Ende sich wiederum gegen den Sammelgang wendet. Das aus dem Uebergangsstück entspringende Schleifenstück beschreibt eine Schleife, und zwar sein dünnster wimpernder Teil. Etwas oberhalb der Umbiegungsstelle geht das Wimperepithel in das wimperlose helle Epithel über. Der distale Schleifenschenkel strebt dem MALPIGHIschen Körperchen zu und legt sich demselben an. Die Anlagerungsstelle

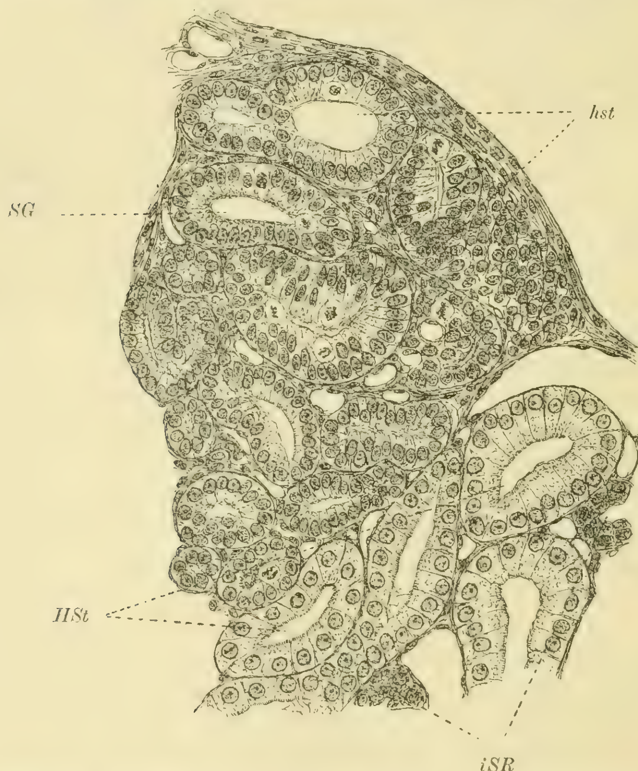
entspricht der Uebergangszone zwischen dem Schleifen- und dem Schaltstück. Das Schaltstück wendet sich in der Querrichtung von der Kapsel ab, steigt im rechten Winkel nach abwärts und geht ungefähr im oberen Drittel der Höhe des Knäuels in das initiale Sammelrohr über, das, einen Viertelbogen beschreibend, sich dem Sammelgang anlegt und schließlich in ihn einmündet.

In bezug auf den Sammelgang ist das Kanälchen so gelagert, daß die BOWMANsche Kapsel mit dem absteigenden Schenkel des Hauptstückes stets die hintere, d. i. die dem Ureter zugekehrte Kante des Kanälchenknäuels bildet.

Wie aus einem Vergleiche der Fig. 12 u. 13 zu ersehen ist, kann die Anordnung der Schlingen eine steilere oder eine etwas breiter ausgezogene sein, doch ist, wie leicht zu erkennen, die Richtung der einzelnen Abschnitte stets die gleiche. Wie Fig. 13 zeigt, können hintereinander liegende Kanälchen mit ihren Schlingen etwas ineinander greifen, so daß das Ganze ein festeres Gefüge bekommt.

Die Anordnung der Kanälchen am Sammelgang zeigt uns Fig. 14 (Taf. 3); die Kanälchen sind hier sämtlich auseinandergerollt und zur Seite geschlagen. Sie sitzen beiderseits an dem Sammelgang, und zwar nehmen sie gegen das Ende des Ganges bedeutend an Größe ab; die am Ende des Ganges befindlichen Kanälchen haben ganz winzige Dimensionen. Das in Fig. 14 dargestellte kleine Kanälchen ist noch verhältnismäßig groß. In Fig. 15 sehen wir ein Kanälchen, das noch viel kleinere Dimensionen hat. Das Epithel dieser kleinen Kanälchen läßt nicht die gleichen Differenzierungen erkennen, wie die größeren Tubuli. Man kann meistens nur 3 Abschnitte unterscheiden, einen dickeren mit höheren Zellen, einen dünneren mit niedrigeren Zellen und einen Abschnitt mit Schleimzellen von der Beschaffenheit der Zellen des Sammelganges; der erstere Abschnitt entspricht dem Hauptstück und Uebergangsstück, der zweite dem Schleifenstück und Schaltstück und der dritte dem initialen Sammelrohr. Die Zellen liegen sehr dicht beisammen, ihre Kerne sind verhältnismäßig groß, so daß auf Schnitten die Partien mit den kleinen Kanälchen wegen der dichten Anordnung der Kerne sehr dunkel erscheinen und sofort auffallen (vergl. Textfig. 21, p. 154, *nB*). Die kleinen Kanälchen sind eingebettet in zelliges Bindegewebe mit gleichfalls äußerst dicht angeordneten Kernen. Es besteht wohl kein Zweifel, daß es sich hier um embryonales Gewebe handelt. Textfig. 20 zeigt uns einen Schnitt durch kleine Kanälchen der Niere von Coronella

austriaca bei starker Vergrößerung; ich wählte dieses Präparat, weil es die Verhältnisse klarer zeigt als Präparate, die ich von der Eidechsenniere gemacht habe. Die vielen Mitosen, die wir hier antreffen, deuten uns an, daß diese Kanälchen erst in Ausbildung begriffen sind. Man findet in solchen neogenen Bezirken, wie ich diese Zellhaufen nenne, alle Entwickelungsstadien



Textfig. 20. Schnitt durch einen neogenen Bezirk der Niere von Coronella austriaca ♀. *HSt* und *iSR* Hauptstücke und initiale Sammelrohre gewöhnlicher Kanälchen, *hst* Hauptstückanschnitte der Zwergkanälchen, *SG* terminales Ende eines Sammelganges. Vergr. 240 : 1.

von Kanälchen, wie wir sie zum Teil bereits aus der Literatur kennen. Auch die jüngsten Stadien, die sogenannten Pseudoglomeruli, gelang es mir einige Male zu isolieren.

Es persistiert also das metanephrogene Gewebe in den Nieren der Reptilien auch im höheren Alter, und zwar finden sich diese Keimzonen an den Scheiteln der Sammelgänge.

Die Sammelgänge der Eidechsenniere stellen ein dichotomisch sich verzweigendes Geäste dar, mit verhältnismäßig kurzen Internodien.

Im Gegensatz zu den gleichnamigen Bildungen der Säugetierniere nehmen die Sammelgänge bei der Eidechse in ihrem ganzen Verlaufe Kanälchen auf; in jeden unverzweigten Abschnitt eines Sammelganggeästes münden 2—4 Kanälchen. Die initialen Sammelröhren verlaufen eine größere Strecke neben dem Sammelgang, ehe sie sich mit ihm verbinden, wie dies aus der Fig. 16 (Taf. 3) am besten zu ersehen ist. Die tieferen Aeste der Sammelgänge nehmen rasch an Dicke zu und die untersten Stämmchen, die in den Ureter münden, haben nahezu ein ebenso weites Lumen wie der Harnleiter.

Aufbau der Nierenlappen.

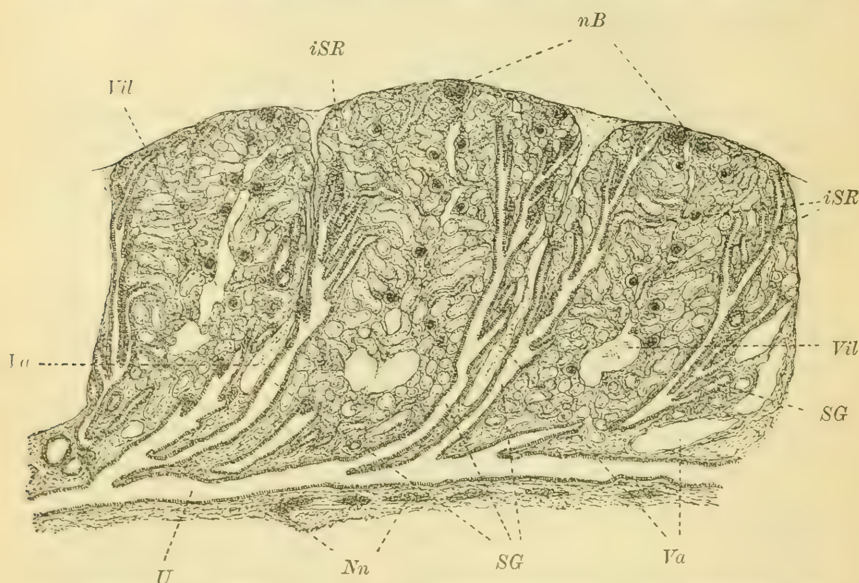
Zerzupfen wir eine Eidechsenniere derart, daß wir sämtliche Nierenkanälchen an den initialen Sammelröhrchen abtrennen, so bekommen wir ein Präparat, wie es uns Fig. 17 (Taf. 3) darstellt: an dem Ureter finden wir mehrere hintereinander gelegene Büschel von Sammelgangverzweigungen.

Jedes solche Büschel entspricht einem Nierenlappen. Die Büschel sitzen derart dem Ureter auf, daß ihre untersten Aeste in die Richtung des Ureters einbiegen, sich ihm anlegen und schließlich in ihn einmünden.

Die Anordnung der Sammelgänge innerhalb eines Lappens erläutern am besten günstig geführte Längsschnitte der Niere, wie der in Textfig. 21 dargestellte. Wir sehen hier drei Nierenlappen, deren Begrenzung ja sehr deutlich zu erkennen ist. Die Sammelgänge, die vom Ureter emporsteigen, verteilen sich an der vorderen und hinteren Begrenzungsfläche der Lappen. Die Kanälchen, welche den Sammelgängen senkrecht aufsitzen, springen also ins Innere des Lappens vor, so daß die Scheitel der Kanälchenknäuel des vorderen und hinteren Sammelgangsystemes in der Mitte des Lobus zusammenstoßen; die Glomeruli finden sich dementsprechend in der mittleren Zone jedes Lappens, wie ja dies aus der Textfig. 21 deutlich zu ersehen ist. Am Scheitel des Lobus biegen die Sammelgänge in die Querrichtung ein, so daß beide Sammelgangssysteme einander entgegenstreben und schließlich in der Mitte zusammenstoßen. Die neogenen Bezirke, die sich an den oberen Enden der Sammelgänge finden, liegen also am Scheitel der Nierenlappen.

Disselhorst (5) erwähnt ganz kurz die Sammelgänge der Eidechsenniere, er gibt auch ein Bild davon, eine Partie aus einem Nierenquerschnitt; doch scheint er den Schnitt sehr ungünstig geführt zu haben, denn sonst müßte ein ganzes Büschel zur Ansicht gelangen; die initialen Sammelröhrchen scheint er für Sammelgänge niederer Ordnung gehalten zu haben, wenigstens seine Figur deutet er so.

In der transversalen Richtung haben die Lappen eine beträchtliche Ausdehnung, sie erscheinen im Querschnitt bohnenförmig. Die Sammelgänge breiten sich an der hinteren und vorderen Begrenzungsfläche der Lappen derart aus, daß sie radiär vom Ureter ausstrahlen. Fig. 16 (Taf. 3) zeigt uns einen größeren



Textfig. 21. Mittlerer Teil eines Frontalschnittes durch die Niere von Lacerta agilis. *iSR* initiale Sammelrohre, *nB* neogene Bezirke, *Nn* Nebenniere, *SG* Sammelgänge, *U* Ureter, *Va* Vena renalis advehens, *Vil* Vena intralobularis. Vergr. 40:1.

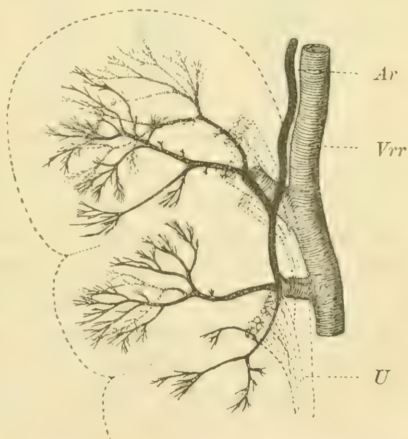
Teil eines Sammelgangsystems in der Ansicht von hinten in seiner natürlichen Lage; wir sehen, wie die Sammelgänge in radiärer Richtung auseinanderweichen. Es ist dies nur ungefähr die Hälfte sämtlicher Sammelgänge, die sich auf der gleichen Begrenzungsfläche des Lappens ausbreiteten, es kämen noch 2—3 Hauptstämme dazu, das ganze Sammelgangsystem würde sich also etwa in einem Halbkreis verteilen.

Der kaudal von der Einmündungsstelle des Ureters in die Kloake gelegene Teil der Niere steht, wie dies bereits BRAUN (3) gefunden hatte und es DISSELHORST (5) bestätigt, jederseits mittelst eines zentralen Ganges, in den die Sammelgangbüschel münden, mit dem Ureter in Verbindung. Die Verwachsung der beiden im Schwanz gelegenen Zipfel besteht darin, daß dieser Teil eine einheitliche Nierenkapsel hat, die Sammelgänge der beiderseitigen Nierenzipfel verlaufen aber vollkommen getrennt voneinander. Nur in der hintersten Spitze der Niere verschmelzen beide Hälften derart, daß sie eine vollkommen einheitliche Masse darstellen, wie dies auch DISSELHORST feststellt. Bei Lacerta vivipara soll es hingegen nach LEYDIG (25) zu keiner Verschmelzung der kaudalen Nierenenden kommen.

Gefäße der Niere.

Bei den Reptilien ist die Gefäßverteilung in vielen Beziehungen anders geartet als bei den Säugetieren, indem bei den Reptilien ein Nierenpfortadersystem ausgebildet ist.

Die Arteriae renales treten bei der Eidechse dorsal vom Ureter an die mediale Seite der Niere und senden an jedes Läppchen eine Arteria intralobularis, welche sich in der mittleren Partie des Läppchens zwischen den beiden einander opponierten Kanälchensystemen verzweigt und die Vasa afferentia an die Nierenkörperchen abgibt. Die Vasa efferentia begeben sich von dem Glomerulus parallel mit dem absteigenden Schenkel des Hauptstückes gegen die Peripherie und lösen sich in der unteren Partie des Kanälchenknäuels in Kapillaren auf. Dieses Kapillarsystem, das noch einzelne freie Aeste von der Arteria intralobularis empfängt, tritt in Verbindung mit den venösen Kapillaren, die andererseits wieder mit dem Wundernetz, das sich zwischen der Vena advehens und Vena revehens ausspannt, kommunizieren. Textfig. 22 zeigt eine durch Mazeration isolierte Nierenpartie



Textfig. 22. Arterienverzweigung in dem vorderen Abschnitt einer Eidechsenniere. Nierenkontur punktiert. *Ar* Arteria renalis, *U* Ureter, *Vrr* Vena renalis revehens. Vergr. 10 : 1.

mit ihren Verästelungen. Der Nierenkontur ist durch eine punktierte Linie angedeutet.

Die Vena renalis advehens verläuft ventral vom Ureter und verzweigt sich im engsten Anschluß an die Sammelgänge. Ihre Aeste verteilen sich peripher von den Sammelgängen an der Oberfläche der Lappen. In Textfig. 21 sind mehrere Aeste der Nierenpfortader getroffen (*Vra*), sie finden sich an den Lappengrenzen. Die Verzweigungen der Nierenpfortader lösen sich in ein feinmaschiges Wundernetz auf, das, in die Tiefe dringend, die Kanälchen umspinnt und sich mit der Vena intralobularis verbindet.

Die abführenden Venen haben den gleichen Verlauf wie die Arterien, nur daß ihr Lumen das der Arterien um das 20—30-fache übertrifft. Auf Schnitten erscheinen sie als mächtige Lakunen (Textfig. 21, *Vil*). Die Venae intralobulares münden in die Vena renalis revehens, ein unpaares Gefäß, das, dorsal von dem kaudalen Nierenzipfel anfangend, sich kopfwärts allmählich zwischen die beiderseitigen Nieren einsenkt, so daß es in der mittleren Partie in der Höhe des Ureters zu liegen kommt. In dem vordersten Drittel der Niere spaltet sich die Vena revehens in zwei Aeste, einen stärkeren linken und einen schwächeren rechten.

Die Ergebnisse meiner Untersuchung der Eidechsenniere habe ich in dem in Fig. 50 (Taf. 9) abgebildeten Schema zum Ausdruck gebracht. Das Schema stellt eine durch zwei Frontalschnitte aus einem Lappen herausgeschnittene Scheibe des Nierenparenchyms samt dem Ureter und den Hauptgefäßen dar, und zwar in der Ansicht von der Dorsalseite. Die Windungen der Kanälchen sind etwas vereinfacht, damit die Hauptschlingen deutlicher zum Ausdruck gelangen. Der Uebersichtlichkeit halber sind die Kapillaren und die Wundernetze nur durch einige wenige Aestchen angedeutet.

B. Anguis fragilis.

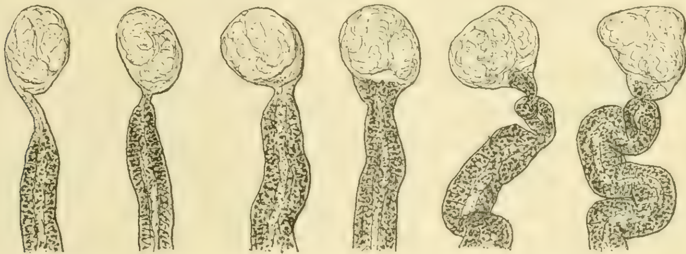
Die äußere Form der Niere der Blindschleiche ist von Leydig (25) bereits sehr ausführlich geschildert worden. Die Anguisniere ist ein langgestrecktes flaches Gebilde, das schon seiner äußeren Form nach auf einen von der Eidechsenniere verschiedenen Bau schließen läßt. Aeußerlich ist die Niere der Blindschleiche in 3—5 Lappen getrennt. Der Ureter, der wegen darin enthaltener

Harnkonkremente weißlich gefärbt erscheint, verläuft längs der medialen Kante der Niere und nimmt zahlreiche Bäumchen von Sammelgängen, die sich an der Ventralseite verzweigen und gleichfalls schon makroskopisch wahrnehmbar sind, auf.

Formverhältnisse der Kanälchen.

Die Harnkanälchen der Blindschleiche lassen im wesentlichen die gleichen Abschnitte unterscheiden, wie wir sie bei der Eidechse kennen gelernt haben. Der Hauptunterschied besteht darin, daß das Kanälchen sehr stark pigmentiert ist, daß die Aufknäuelung bedeutend komplizierter ist und daß es im Vergleich zu seiner Länge viel schmächtiger ist als das Eidechsenkanälchen.

Die Verbindung des Nierenkörperchen mit dem Hauptstück wird meistens durch einen ziemlich langen schmalen Hals, der



Textfig. 23. Nierenkörperchen der Blindschleiche. Vergr. 75 : 1.

aus einem Wimperepithel besteht, bewerkstelligt. Es kommen aber, wie es Textfig. 23 darstellt, auch alle Uebergänge zu dem Zustand vor, wie wir ihn bei der Eidechse kennen gelernt haben, wo kein äußerlich wahrnehmbarer Hals vorhanden ist. Das Hauptstück (Fig. 18 u. 21 c, *HSt*, Taf. 4) und das Uebergangsstück *(ÜSt)* erscheinen sehr dunkel, weil ihre Zellen ganz erfüllt sind mit braunen Pigmentkörnchen, was bereits Solger (45) beobachtet hatte. Besonders dunkel pigmentiert ist der Anfangsteil des Uebergangsstückes. Eine Eigentümlichkeit der Anguisniere besteht darin, daß das Hauptstück oft durch dünne, pigmentlose Partien unterbrochen wird (Fig. 21 c, Taf. 4). Das Epithel dieser dünnen Partien ist sehr hell und niedrig und läßt keinen Bürstenbesatz erkennen. Am Schleifenstück kann man deutlich seine beiden Abschnitte, den dünnen, wimpernden und den dicken, hellen, unterscheiden; es ist vollkommen pigmentfrei, die Zellen haben die gleiche Beschaffenheit wie bei der Eidechse. Solger (45) spricht von hellen, kleinen

Tubuli, die er zwischen den pigmentierten auf Schnitten gefunden hat; es dürfte sich da wohl um Anschnitte des Schleifenstückes gehandelt haben. Das obere Ende des distalen Schleifenschenkels legt sich dem Glomerulus an, die Verwachsungsstelle ist in den beiden Figuren durch feine Punktierung angedeutet. Das Schaltstück kann auch einzelne verdünnte Stellen aufweisen (Fig. 21 c, *SSt*), doch habe ich dies hier nicht so häufig beobachtet, wie beim Hauptstück. Das initiale Sammelrohr ist wiederum stark pigmentiert; es besteht aus ähnlichen Becherzellen wie das gleichnamige Stück bei der Eidechse, nur daß die Zellen bei der Blindschleiche bedeutend niedriger sind. Der mittlere Teil des initialen Sammelrohres ist meist am dunkelsten; distal davon findet sich regelmäßig eine verdünnte Stelle. Das unterste Ende des initialen Sammelrohres ist etwas angeschwollen und verengt sich dann plötzlich (Fig. 21 *iSR*), um mittelst eines kurzen dünnen Stückes in den Sammelgang zu münden. Dieser kurze dünne Teil zeigt bereits das gleiche Epithel wie der Sammelgang.

Die Zellen der Sammelkanäle wie auch des Ureters haben beim Weibchen die gleiche Beschaffenheit wie bei der Eidechse. Anders beim Männchen. Mir selbst ist es leider nicht gelungen, ein Männchen der Blindschleiche aufzutreiben. Ich untersuchte 5 Individuen, doch waren leider alle Weibchen; es scheinen bei dieser Form, ebenso wie ich dies auch für die Schlangen feststellen konnte, die Männchen sehr selten zu sein. Aus den Angaben Solgers (45) und Disselhorsts (5) wie auch aus den von ihnen abgebildeten Schnitten geht hervor, daß bei den Männchen der Blindschleiche die Sammelgänge und der Ureter ein sehr hohes, helles Zylinderepithel besitzen, das keinen Schleim absondert. Bei den Schlangen gibt es, wie Regaud und Policard (38) festgestellt haben, beim Männchen in dem letzten Abschnitt des Harnkanälchens ein ähnliches hohes Zylinderepithel. Das Querschnittsbild, welches Regaud und Policard (37) davon geben, sieht den Figuren von Solger und Disselhorst so ähnlich, daß es sich mit aller Wahrscheinlichkeit in den beiden Fällen um identische Bildungen handelt. Auch beim Männchen vom Gecko kommt in dem untersten Teil der Sammelgänge und im Ureter ein derartiges Epithel vor. Wie Regaud und Policard es annehmen und was mir sehr wahrscheinlich zu sein scheint, hat das Sekret dieser hohen Zellen eine ähnliche Funktion, wie Sekrete der akzessorischen Drüsen des Genitalapparates der Säugetiere, also Konservierung und Verdünnung des Spermas.

Die Aufknäuelung der Kanälchen ist bei der Blindschleiche viel verwickelter als bei der Eidechse; die Komplikation kommt dadurch zustande, daß eine größere Zahl von senkrechten Hauptschleifen zur Ausbildung gelangt.

Fig. 18 a (Taf. 4) stellt uns das in Fig. 18 c abgebildete Kanälchen aufgeknäuelt dar, daneben befindet sich eine Silhouette des Knäuels, bei der durch Tönung die verschiedene Höhenlage der Schleifen zur Anschauung gebracht wird. Das Hauptstück macht eine volle Schleife, deren Umbiegungsstelle noch einzelne Seitenwindungen beschreiben kann. Der distale Schenkel der Schleife steigt in die Höhe und geht dann im Bogen in das Uebergangsstück über, das gleichfalls eine kleine Schleife bildet. Seine Fortsetzung, das Schleifenstück, macht zwei Schleifen, zunächst eine kleinere und dann eine größere, die sich nahezu bis an den Sammelgang senkt. Der dritte Teil des Schleifenstückes steigt gegen die Bowmansche Kapsel, legt sich derselben an und beschreibt, in das Schaltstück übergehend, eine Schlinge, deren Scheitel die Kapsel überragt. Der absteigende Schenkel dieses Bogens legt sich wiederum dem Nierenkörperchen an. Auch das Schaltstück bildet eine bis zum Sammelgang sich senkende Schleife; meistens geht es schon vor dieser Umbiegung in das initiale Sammelrohr über, welches dann bis in die Höhe des oberen Knäuelrandes steigt, sich, einen Bogen beschreibend, nahezu in senkrechter Richtung gegen den Sammelgang wendet und in ihn einmündet. Das Harnkanälchen von Anguis läßt also nicht weniger als fünf Schleifen unterscheiden. Diese Schleifenanordnung kann auch aus der Fig. 18 c ersehen werden, das Kanälchen habe ich nämlich derart auseinandergelegt, daß die Höhenlage der einzelnen Abschnitte gewahrt blieb.

Gegen das Ende des Sammelganges nehmen die Knäuel allmählich an Höhe ab und am äußersten Ende finden sich die neogenen Bezirke mit Zwergkanälchen.

In Fig. 19 u. 20 sind zwei Enden von Sammelgängen mit auseinandergelegten Tubuli dargestellt. Schon bei den kleinsten Kanälchen kann man das Schleifenstück von dem Hauptstück und dem initialen Sammelrohr unterscheiden. Eine weitere Eigentümlichkeit dieser Kanälchen besteht darin, daß der Hals relativ sehr lang und schmal ist. In beiden Figuren ist auch die erste Anlage eines Kanälchens, ein sogenannter Pseudoglomerulus zu sehen, der mit dem Sammelgang nur durch einen feinen Strang in Verbindung steht.

Außer den Tubuli, die an den Sammelgängen sitzen, kommen bei der Blindschleiche auch Kanälchen vor, welche unmittelbar in den Ureter münden. Der histologische Aufbau eines solchen Kanälchens entspricht in jeder Beziehung den gewöhnlichen Tubuli, nur daß das distale Ende des initialen Sammelrohres ziemlich stark erweitert ist; doch ist dies auch bei den größeren Kanälchen, die in die distale Partie der Sammelgänge münden, zu beobachten. Fig. 21 stammt von einem solchen uretralen Kanälchen. Die Knäuel dieser Gebilde unterscheiden sich aber in ihrer Form sehr von den Knäueln der gewöhnlichen Kanälchen. Vor allem fällt es bei dieser Bildung auf, daß die Schleifen nicht bis an den Ureter reichen, sondern daß das initiale Sammelrohr einem Stiele vergleichbar, aus dem Knäuel weit herausragt. Die Aufknäuelung selbst ist ja im Prinzip die gleiche, wie bei den Sammelgangkanälchen, wir können gleichfalls fünf Hauptschleifen zählen, es kommt aber noch eine Anzahl von Querschleifen und Seitenwindungen hinzu, so daß der Knäuel nahezu eine kubische Form besitzt.

In dem Querschnitt der Anguisniere, den Disselhorst (5) abbildet (Fig. 1, Taf. 15), können die mit *Smlr* bezeichneten Kanälchenquerschnitte, die er für Sammelrohre (Sammelgänge) hält, ihrer Lage nach nur quergetroffene Stiele der uretralen Kanälchen sein. Diese Abschnitte zeigen das gleiche hohe Epithel wie der Ureter. Es haben also beim Männchen die Stiele der uretralen Konvolute das gleiche eigentümliche Epithel wie die Sammelgänge und der Ureter, ein Verhalten, dem wir auch beim Gecko begegnen werden. Regaud und Policard behaupten übrigens in einer kurzen, mir nicht zugänglichen Mitteilung (33), daß bei den Männchen der Lacertilier, ebenso wie bei den Schlangen in der distalen Partie der Kanälchen ein „Schaltstück" vorkommen soll, von anderer Beschaffenheit, wie der entsprechende Teil der Harnkanälchen des Weibchens. Wie wir gesehen haben, trifft dies für Lacerta nicht zu. Ob den beiden Autoren vielleicht uretrale Kanälchen der Blindschleiche vorgelegen haben, ist aus dem Zoologischen Jahresbericht, dem ich diese Angaben entnehme, nicht zu ersehen.

Architektur der Niere.

Die Sammelgänge der Blindschleichenniere (Fig. 22, Taf. 4) sind lange Röhren, die zweizeilig mit Kanälchen besetzt sind; diese Kanälchenanordnung wird allerdings nicht strikt eingehalten,

sondern es kommt vor, daß die Einmündungsstellen der Kanälchen zu zweien nahe beisammen sitzen, es können auch die distalen Teile ihrer initialen Sammelröhren zu einem einheitlichen Stämmchen verschmelzen, mittelst dessen sie erst mit dem Sammelgang in Verbindung treten. Die Sammelgänge fließen zu zweien zusammen, ebenso auch die Sammelkanäle höherer Ordnung. Es gibt im ganzen 4—5 Ordnungen von Sammelgängen. Die einzelnen Sammelgangabschnitte sind bedeutend länger wie bei der Eidechse, weshalb die Sammelgangbüschel nicht handförmig erscheinen, sondern die Form von ungemein zierlichen Bäumchen besitzen (Fig. 23, Taf. 4). Am Ureter biegen die Büschelstämme in die kaudale Richtung und münden dann in ihn ein. Wie aus Fig. 23 zu ersehen ist, ist die Anordnung der initialen Sammelrohre an den untersten Aesten der Sammelgänge keine zweizeilige, sondern die ganze obere Seite dieser Gänge ist dicht besetzt mit Kanälchenenden.

Die Kanälchen sitzen den Sammelgängen derart auf, daß die Glomeruli gegen die Dorsalseite gekehrt sind. Ungeachtet der Unregelmäßigkeiten bei der Einmündung der initialen Sammelrohre sind an jedem Sammelgang stets zwei Reihen von Kanälchen ausgebildet, deren Knäuel sich spiegelbildlich gleichen. Nachdem sich die Sammelgänge nur in einer Ebene ausbreiten und sie nur auf ihrer Dorsalseite von Kanälchen besetzt sind, stellt also die Niere der Blindschleiche eine einfache Lage von Harnkanälchen dar, welche senkrecht zur Flächenausdehnung der Niere stehen, wie es Fig. 18 a, in der der Nierenkontur durch punktierte Linien angedeutet ist, zeigt. Im Querschnittsbild weist also die Anguisniere eine Art Schichtung auf, indem identische Abschnitte der Kanälchen die gleiche Höhenlage einnehmen. Wegen des komplizierten Aufbaues der Knäuel ist allerdings auf Schnitten wenig von dieser Schichtung zu erkennen. Solger spricht von einer weißen und einer bräunlichen Schicht des Querschnittes der frischen Niere, doch wie seiner Darstellung zu entnehmen ist, entsprach die übrigens sehr schmale weiße Schicht nur den mit weißlichen Konkrementen erfüllten Sammelgängen. Etwas höher soll die weiße Schicht nach Solger in der Niere von Pseudopus sein, doch dürfte es sich hier wohl auch nur um Sammelgänge und den untersten Teil der initialen Sammelröhren handeln, in denen ich bei vielen Formen weißliche Konkremente gefunden habe.

An jedem Ureter sitzen ca. 30 Sammelgangbäumchen serial angeordnet. Die äußerlich sichtbaren „Lappen" der Anguisniere

entsprechen in keiner Weise der inneren Architektur. Wollen wir bei der Blindschleiche von Nierenlappen im Sinne der Lappen der Eidechsenniere sprechen, so können wir darunter nur die einem Sammelgangbäumchen entsprechende Nierenpartie verstehen. In Mazerationspräparaten sind diese Lappen sehr leicht isolierbar, schon wenn das Schälchen ganz schwach bewegt wird, lösen sich die Lobuli voneinander, ihre Verbindung dürfte also eine losere sein als die Verbindung der einzelnen Kanälchenpartien innerhalb des Sammelgangbäumchens.

Außer diesen Lappen gibt es aber bei der Blindschleiche noch einen ungelappten Teil der Niere, der in Form eines länglichen Stranges ihren medialen Rand einnimmt; die Elemente dieses Stranges, den ich als Seitenniere bezeichne, sind die oben geschilderten, unmittelbar in den Ureter einmündenden Kanälchen. In Fig. 21 a ist der Nierenkontur durch eine punktierte Linie angedeutet; die schwache Einsenkung an der Dorsalseite bildet die Grenze zwischen der gelappten Niere und der Seitenniere. In der Querrichtung wird die Seitenniere aus 4—5 Kanälchen zusammengesetzt, wie es die Fig. 21 a, in der die Ansätze sämtlicher in Frage kommender Kanälchen dargestellt sind, zeigt. Da die Seitennierenkanälchen nicht senkrecht in den Ureter einmünden, sondern die freien Enden ihrer initialen Sammelrohre mit der Längsachse des Ureters einen spitzen Winkel einschließen, dessen Scheitel kaudal gerichtet ist, kann man sich auf mikroskopischen Querschnitten über ihre Anordnung nur sehr schwer orientieren.

Wie sich aus dem Mitgeteilten ergibt, würde die Niere der Blindschleiche einer Eidechsenniere entsprechen, bei der man die Lappen in transversaler Richtung gespalten und die Spalthälften derart gedreht hat, daß die Glomeruli nach der Dorsalseite gekehrt sind. Dementsprechend verteilen sich auch die Gefäße: Die Arteriae renales und die Vena revehens verzweigen sich auf der Dorsalseite, während sich die Vena advehens auf der Ventralseite in Begleitung der Sammelgänge ausbreitet.

2. Schlangen.

Die Schlangenniere ist wohl von allen Reptiliennieren die bisher am eingehendsten untersuchte. Schon Huschke (15) beschäftigte sich mit dem feineren Bau der Niere von Coluber und Pelias, und es gelang ihm festzustellen, daß sich die Sammelgänge an der Oberfläche der Niere ausbreiten. Diese Angaben

bekämpfte JOH. MÜLLER (28); er kam nämlich zu der irrtümlichen Anschauung, daß sich die Sammelröhren im Innern der Niere verzweigen, ähnlich wie bei den Säugetieren. Von den Kanälchen gibt bereits BOWMAN (2) ein Bild, es ist dies die einzige halbwegs richtige Darstellung des Verlaufes eines Harnkanälchens der Schlangen; seine Fig. 17 (Taf. IV) zeigt ein Kanälchen von Boa, allerdings sehr schematisiert, man vermißt das Schleifenstück, aber die Lagerung der übrigen Kanälchenbeschnitte ist vollkommen richtig wiedergegeben. Später untersuchte GAMPERT (7) den Bau der Niere der Ringelnatter. Es gelang ihm, die Kanälchen zu isolieren, er konnte auch mehrere Abschnitte am Kanälchen unterscheiden, doch scheint er in die Architektur der Niere nicht eingedrungen zu sein, denn das Bild, welches er von 2 Kanälchen samt dem Sammelgang gibt, zeigt uns die Tubuli in vollkommen unrichtiger Lagerung und Anordnung. Weiter ist man in dieser Beziehung nicht gekommen. Auch REGAUD und POLICARD (37) geben in ihrer sonst so ausgezeichneten Arbeit das GAMPERTsche Bild wieder. Die späteren Autoren haben ihre Aufmerksamkeit nur dem histologischen Bau der Kanälchen zugewendet. R. HEIDENHAIN (12) machte die ersten Beobachtungen über die histologische Beschaffenheit, er unterschied bei der Ringelnatter einen wimpernden Hals, ein Kanalstück mit Zylinderepithel, ein zweites flimmerndes Stück und eine Partie mit blassen Zellen, welche dann plötzlich in eine weite Röhre übergeht, die sich wieder verengt und in den Sammelgang mündet. TRIBONDEAU (52, 53) veröffentlichte einige kurze Mitteilungen über die Histologie der Schlangenniere, die mir leider nicht zugänglich sind. Wie ich dem Zoologischen Jahresbericht entnehme, unterscheidet er in der Schlangenniere 3 Arten von sezernierenden Zellen: die der gewundenen Kanälchen, die der „Schaltstücke" und die der geraden Kanälchen und Sammelröhren. Am genauesten ist der histologische Aufbau der Schlangenharnkanälchen von REGAUD und POLICARD untersucht worden. Sie fanden (38), wie bereits oben erwähnt, daß bei Schlangen der Endabschnitt der Harnkanälchen je nach dem Geschlecht eine verschiedene Ausbildung zeigt. In einer ausführlichen Arbeit (37) beschreiben sie den Zellenaufbau der Harnkanälchen. Sie unterscheiden folgende 6 Abschnitte des Nierenkanälchens: MALPIGHIsches Körperchen, Hals (collet), segment à bordure striée, segment grêle, segment sexuel und segment terminal. Das „Geschlechtssegment" hat beim Männchen hohe Zylinderzellen mit granulösem Sekret, während

sich beim Weibchen an der gleichen Stelle Schleimzellen von alveolärem Bau finden, welche den Zellen des initialen Sammelrohres der Eidechse sehr ähnlich sind.

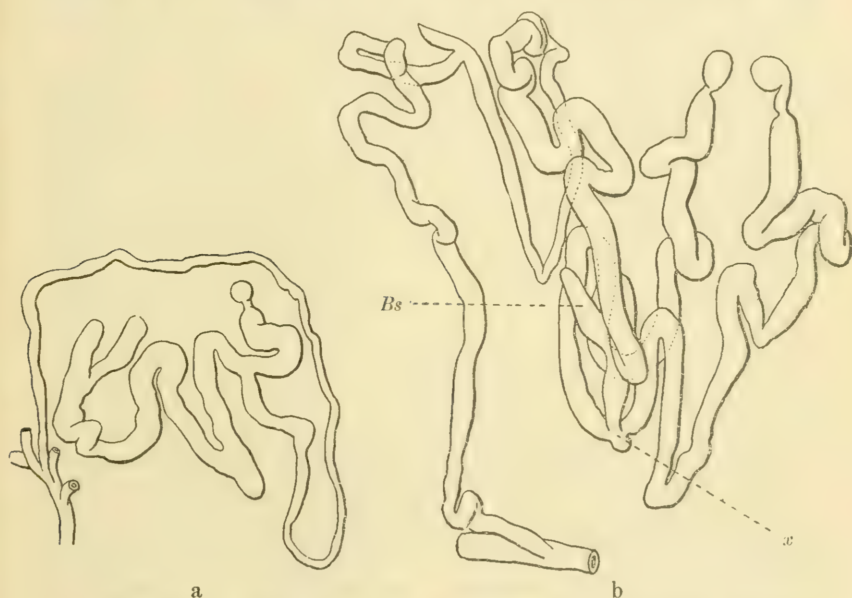
Die Schlangenniere erinnert in ihrer äußeren Form sehr an die Blindschleichenniere, nur daß bei den Schlangen stets deutliche Lappen ausgebildet sind (vergl. Textfig. 26, p. 169). Bei der Boa (Textfig. 29, p. 171) sind die Lappen sehr zahlreich und haben eine blattähnliche Form, so daß die Niere einer Blattguirlande gleicht. Während die Niere der Blindschleiche retroperitoneal gelegen ist, senkt sich die Schlangenniere in die Bauchhöhle; im Vergleich mit der Blindschleichenniere ist sie um 90° um ihre Längsachse gedreht, die Fläche mit den Sammelgangverzweigungen schaut nach der Seite, die Kante mit dem Ureter bildet den ventralen Rand; bei der Boa liegen die Verhältnisse etwas anders, indem der Ureter in der Mitte der Niere verläuft, doch auch hier ist die Niere mit ihren Schmalseiten dorsiventral orientiert.

Formverhältnisse der Kanälchen.

Nachdem der histologische Bau der Kanälchen bereits von Regaud und Policard (37) so ausführlich geschildert worden ist, verweise ich in dieser Beziehung auf ihre Arbeit. Ich will nur bemerken, daß ich die für die Eidechsenkanälchen statuierte Einteilung der Kanälchenabschnitte auch auf die Schlangen anwenden möchte, denn im wesentlichen liegen hier die gleichen Verhältnisse vor, wie bei den Eidechsen. Das segment à bordure striée würde dem Hauptstück und dem Uebergangsstück entsprechen, das segment grêle dem Schleifenstück und dem Schaltstück, das segment sexuel und terminal dem initialen Sammelrohr. Regaud und Policard geben selbst an, daß das segment grêle 3 Partien unterscheiden läßt, einen wimpernden Teil, einen hellen unbewimperten und eine „portion terminale mucipare“, deren Epithel die gleiche Beschaffenheit zeigt, wie das des Schaltstückes der Eidechsenniere. Daß dieser Teil und nicht das „segment sexuel“ dem Schaltstück der Mammalienniere entspricht, werde ich, nachdem wir noch die übrigen Reptilien kennen gelernt haben, zu begründen versuchen. Die Verteilung der einzelnen Abschnitte im Kanälchen ist aus den Fig. 24 c u. 25 c (Taf. 5) zu ersehen. Eine Eigentümlichkeit der Schlangenniere besteht darin, daß sich der dicke Teil des Schleifenstückes von der Anwachsstelle an der

Bowmanschen Kapsel noch eine Strecke in distaler Richtung fortsetzt, ehe er in das Schaltstück übergeht, es kommt also eine Art Zwischenstück zustande. Die Kanälchen der verschiedenen Schlangenspecies gleichen einander fast in allen wesentlichen Merkmalen, man vergleiche nur Fig. 24 c, die von der Coronella austriaca stammt, mit Fig. 25 c, die zwei Kanälchen der Kreuzotter darstellt. Beide Figuren beziehen sich auf Weibchen, denn alle Schlangen, welche ich auftreiben konnte, waren weiblichen Geschlechtes, so daß ich keine Männchen untersuchen konnte.

An dieser Stelle möchte ich noch zweier Mißbildungen von Kanälchen gedenken, die ich in der Niere von Coronella gefunden



Textfig. 24. Mißbildungen der Nierenkanälchen von Coronella austriaca. Vergr. 32 : 1. *BS* Blindsack, *x* Zusammenflußstelle der zwei Hauptstücke.

habe. Wie Regaud und Policard beobachteten, kommen bei Schlangen Divertikel der Harnkanälchen vor, Blindsäcke, die den Hauptstücken ansitzen und auch das gleiche Epithel haben; diese Divertikel sollen als Drüsen funktionieren. Ich fand derartige Gebilde bei Coronella sehr häufig, hingegen nie bei der Kreuzotter; sie sind aber auch bei Coronella kein konstantes Vorkommnis, das in Fig. 24 (Taf. 5) dargestellte Kanälchen hatte z. B. kein Divertikel. Auch die Stelle, wo die Blindsäcke sitzen, ist nicht konstant. Sie stellen jedenfalls irreguläre Bildungen dar und

es dürfte ihnen daher wohl keine spezielle Funktion zukommen. Bei einem Kanälchen von Coronella (Textfig. 24 a) fand ich ein Divertikel von relativ kolossalen Dimensionen. Nur eine kurze Strecke distal vom Nierenkörperchen mündete das Divertikel in das Kanälchen, das sich dann gleich in das Uebergangsstück fortsetzte; der übrige Teil des Kanälchens war vollkommen normal. Das Divertikel war hier entschieden auf Kosten des freien Teiles des Hauptstückes ausgebildet. Wie konnte wohl eine solche Mißbildung entstanden sein? — Janošik behauptet in seiner Arbeit über die Entwickelung der Amniotenniere (19), daß sich die Kanälchen, nachdem sie schon ziemlich weit ausgebildet sind, oft wieder ablösen, um dann wiederum mit dem Sammelröhrchen zu verschmelzen. Würde nach der Ablösung die nachträgliche Verschmelzung infolge irgendwelcher störender Faktoren an einer falschen Stelle erfolgen, so käme eine derartige Mißbildung zustande. Anders glaube ich mir diese Entwickelung des Divertikels auf Kosten des freien Teiles des Hauptstückes nicht erklären zu können. Eine ähnliche Entstehung dürften vielleicht auch die kleineren Divertikel haben. Die zweite Mißbildung (Textfig. 24 b), ein Kanälchen mit gegabeltem Hauptstück und zwei Malpighischen Körperchen, glaube ich auch aus den Befunden Janošiks erklären zu können, durch die Annahme nämlich, daß hier ein abgetrenntes Kanälchenstück mit Bowmanscher Kapsel nachträglich mit einem anderen ausgebildeten Kanälchen verschmolzen ist. Ich möchte hier noch eine Mißbildung aus der Schildkrötenniere erwähnen, die Leydig in seinem Lehrbuch der Histologie (24) abbildet: eine Bowmansche Kapsel, aus der 2 Kanälchen entspringen. Janošik gibt an, daß in der Embryonalentwickelung ein solches Stadium sehr häufig vorkommt, er fand „2 Kapseln untereinander verbunden, und zwar so, daß sie direkt mit weitem Lumen ineinander übergehen“. Später trennen sich die Kapseln voneinander. Der Leydigsche Befund wäre also in diesem Sinne als eine Entwickelungshemmung zu deuten. Leydig scheint übrigens diese Bildung der Schildkrötenniere für normal gehalten zu haben.

Die Aufknäuelung der Schlangenharnkanälchen (vergl. Fig. 24 u. 25 a u. b, Taf. 5) befolgt in den Hauptzügen den Typus, den wir bei Lacerta kennen gelernt haben. Die Schlangenkanälchen sind allerdings viel schlanker als die Nierentubuli der Eidechse, ferner zeigen ihre Knäuel zahlreiche Seitenschlingen; doch können

wir bei jedem Kanälchen 2 Schleifen erkennen, die eine wird gebildet von dem Hauptstück, die andere von dem Schleifenstück. Vom Nierenkörperchen steigt also das Kanälchen gegen den Sammelgang und legt sich demselben an; die Darstellung GAMPERTS (7), der die MALPIGHIschen Körperchen gegen den Sammelgang herabhängen und das Kanälchen 4 Schleifen bilden läßt, trifft nicht zu. Während bei Coronella der Knäuel steil aufgerichtet ist, ist das Konvolut der Kreuzotter sichelförmig gekrümmt und bei nahezu gleicher Länge des Kanälchens viel niedriger als bei der glatten Natter. Dafür hat der Knäuel bei der Kreuzotter so viele Seitenschlingen, daß es selbst in der Silhouette schwierig ist, den Verlauf der Windungen zu verfolgen. Die Fig. 24 c u. 25 c stellen uns die gleichen Kanälchen auseinandergeschlagen dar, und zwar sind sie nur in der Querrichtung ausgebreitet, so daß alle Teile dieselbe Höhenlage haben wie im Knäuel und die Schleifenanordnung nicht geändert wurde.

Die kleinen Kanälchen vom Ende des Sammelganges (Fig. 26, Taf. 5) erinnern an die Kanälchen der Blindschleiche, nur daß ihr Hals bedeutend dicker ist und vom Hauptstück nicht unterschieden werden kann. Einen Schnitt durch einen neogenen Bezirk haben wir bereits in Textfig. 20, p. 40, kennen gelernt.

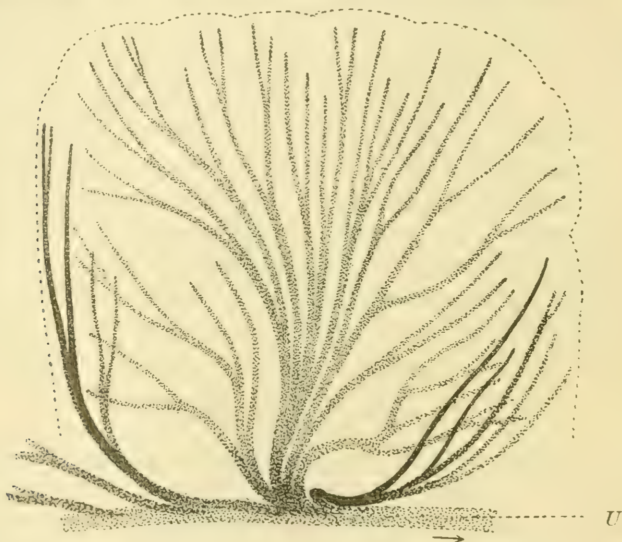
Architektur der Niere.

Die Sammelgänge sind bei den Schlangen ebenso wie bei der Blindschleiche zweizeilig mit Kanälchen besetzt. Die Mündungsstellen der Kanälchen sind zwar auf den Sammelgängen nicht so gleichmäßig verteilt (vergl. Fig. 27 u. 28, Taf. 5), doch nehmen die initialen Sammelrohre stets einen solchen Verlauf, daß die zweizeilige Anordnung der Knäuel gewahrt bleibt. Es kommt sehr oft vor, daß 2 Kanälchen durch Vermittlung eines Verbindungsstückes in den Sammelgang münden, besonders bei Coronella habe ich dies oft wahrnehmen können (Fig. 27). Die an einem Sammelrohr sitzenden Knäuel greifen, wie uns dies Fig. 25 a darstellt, mit ihren Schlingen etwas ineinander, so daß die Niere ein festes Gefüge hat und es oft schwer ist, die Kanälchen zu trennen.

Die Verzweigungen der Sammelgänge sind bei Coronella und bei Tropidonotus ähnlich wie bei der Eidechse, die einzelnen Aststücke sind ziemlich kurz, das Sammelganggeäste erscheint daher handförmig. Bei der Kreuzotter dagegen sind die Aststücke bedeutend länger; es kommt zur Bildung von sehr zierlichen Bäumchen.

So weit gleichen sich die Nieren der verschiedenen Schlangenformen in allen wesentlichen Punkten; die Lappenbildung hingegen zeigt sehr viele Variationen; sogar bei der gleichen Niere können zwei verschiedene Lappenformen vorkommen.

Mit den Lappen der Blindschleichen- und Eidechsenniere am ehesten vergleichbar sind die Lobuli des kaudalen Teiles der Coronellaniere. Sie stellen rundliche Gebilde dar, die in ihrer mittleren Partie den größten Dickendurchmesser erreichen. Textfigur 25 zeigt die Silhouette der Sammelgänge eines solchen Lappens von der Medialseite gesehen. Der größte Teil der

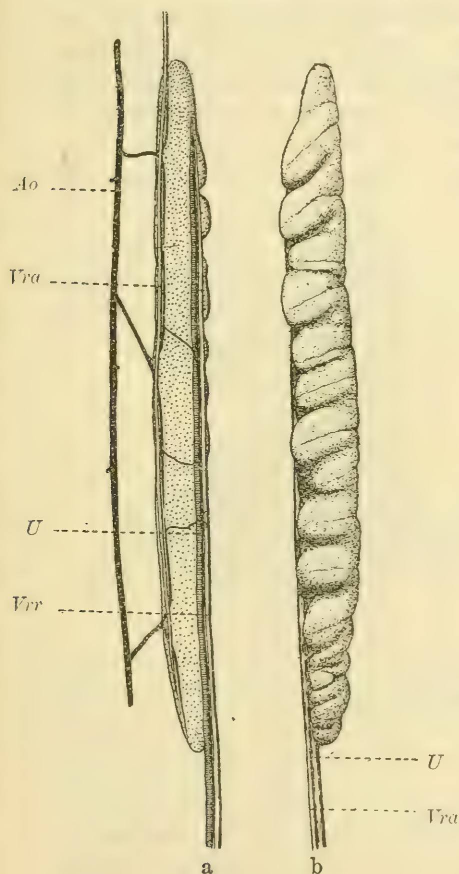


Textfig. 25. Silhouette der Sammelgänge eines Nierenlappens von Coronella in der Ansicht von der Medialseite. *U* Ureter. Vergr. 9 : 1.

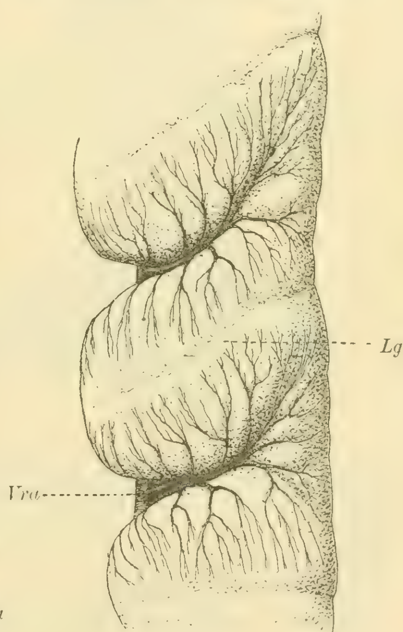
Sammelgänge verteilt sich auf der Außenseite des Lappens, die ihnen angehörigen Knäuel sind also gegen die Medialseite gerichtet; die Sammelgänge sind hier bis nahe an ihre Einmündung in den Ureter mit Kanälchen besetzt. Der Lappen besteht aber nicht bloß aus dieser einfachen Lage von Knäueln, wie bei der Blindschleiche, sondern ein Teil des Sammelganggeästes verzweigt sich an der vorderen und hinteren Begrenzungsfläche des Lappens. Die Kanälchen sind so orientiert, daß sie stets senkrecht zur Lappenoberfläche stehen, sie haben also an diesen seitlichen Aesten eine zum Ureter nahezu parallele Richtung. In der Mitte stoßen die Kanälchen beider Seiten mit ihren Scheiteln zusammen, ähnlich

wie in den Lobi der Eidechsenniere. Die Arterien und abführenden Venen verzweigen sich in der Mittellinie dieser Lappen, auch der Hauptast der zuführenden Venen, die ja den Sammelgängen folgen, liegt in der gleichen transversalen Ebene.

Weit häufiger ist bei den Schlangen eine andere Art der Lappen, ich fand sie bei der Ringelnatter und bei der Kreuzotter, auch bei der glatten Natter folgen die vorderen Lappen der Niere diesem Bauplan. Textfig. 26 zeigt uns eine Niere der Kreuzotter; wir sehen eine Anzahl serial angeordneter Wülste,



Textfig. 26.



Textfig. 27.

Textfig. 26. Linke Niere der Kreuzotter, a in der Ansicht von der Medialseite, b in der Ansicht von der Lateralseite. *Ao* Aorta, *U* Ureter, *Vra* Vena renalis advehens, *Vrr* Vena renalis revehens. Vergr. 1,5 : 1.

Textfig. 27. Zwei Lappen einer Kreuzotterniere in der Lateralansicht. *Lg* Lappengrenze, *Vra* Vena renalis advehens. Vergr. 9 : 1.

die man auf den ersten Blick für Lappen ansprechen könnte. Bei genauerer Betrachtung zeigt sich aber, daß die Wülste den seitlichen Teilen je zweier aneinanderstoßenden Lappen entsprechen. Text-

fig. 27 stellt eine Partie der Kreuzotterniere bei stärkerer Vergrößerung dar; aus den Verästelungen der hier injizierten Vena renalis advehens, welche die Sammelgänge stets begleitet, können wir die Verteilung der letzteren erschließen. Die mittlere Partie des Lappens bildet eine tiefe Rinne, die sich in dorsaler Richtung gabelt und etwas verflacht; in dieser Rinne liegt der Hauptstamm der Sammelgänge und gibt entsprechend den Pfortaderzweigen Aeste an die Nierensubstanz ab. Die Lappengrenze ist durch eine schwache Einsenkung in der Mitte der Wülste angedeutet *(Lg)*. Bei der Ringelnatter schneiden die Furchen noch viel tiefer in die Lappen ein, so daß sie, wie dies ja auch bei der Kreuzotter angedeutet ist, meist in drei Wülste zerfallen, zwei seitliche und einen mittleren, dreieckigen.

Diese Lappenform kommt dadurch zustande, daß hier sämtliche Sammelgangstämme des Lappens zu einem einheitlichen Truncus (vergl. Fig. 29, Taf. 5) verschmelzen. Während bei der zuerst besprochenen Lappenform auch die Hauptäste mit Kanälchen

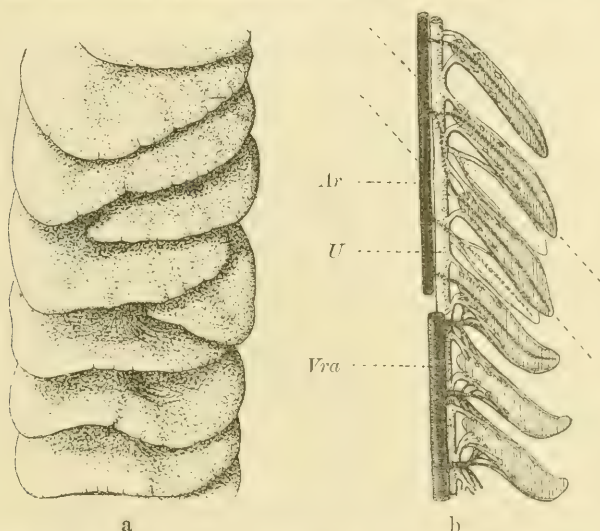


Textfig. 28. Schematischer Frontalschnitt durch eine Kreuzotterniere. Nierenkanälchen schwarz, Arterien schraffiert, Venen punktiert. Die Lappengrenze ist durch punktierte Linien angedeutet.

besetzt sind, ist hier der Hauptstamm frei von Kanälchen; nur seine Seitenzweige tragen, wie es Fig. 29 zeigt, initiale Sammelröhrchen. Infolgedessen findet sich in der Mitte des Lappens, wo der Stamm verläuft, keine Nierensubstanz, und es kommt dadurch die erwähnte tiefe Rinne zustande. Da die Sammelgänge von dem Stamm in einem Bogen abgehen, stehen die Kanälchen in der mittleren Partie nahezu parallel zum Ureter, weiter gegen den Rand des Lappens nähern sie sich mehr und mehr der zum Ureter senkrechten Richtung. Dadurch kommt es, daß die Scheitel der Kanälchen zweier benachbarter Lappen an der Lappengrenze zusammenstoßen, wie es das Schema Textfig. 28 zeigt. Die Glomeruli sind also gegen die Lappengrenze gerichtet und dem-

entsprechend verzweigen sich Arterien und abführende Venen in der Grenzebene zwischen zwei Lobuli. Auf die Verteilung der Gefäße und die Anordnung der Glomeruli in der Niere der Ringelnatter machte bereits Solger (45) aufmerksam, er hält aber die Wülste für Läppchen, die einen Spalt besitzen, der „den Gefäßen zum Ein- und Austritt dient".

Von dieser Nierenform läßt sich ohne weiteres die Form der, einer Blätterguirlande ähnlichen Niere von Boa ableiten. Wie erwähnt, hat bereits Bowman die Niere von Boa untersucht, und im Anschluß an die Bowmanschen Befunde gibt Owen (32) ein Schema



Textfig. 29. Mittlere Partie der linken Niere von Boa constrictor. Vergr. 1,2 : 1. a in der Ansicht von außen; b schematischer Längsschnitt davon. *Ar* Arteria renalis, *U* Ureter, *Vra* Vena renalis advehens; der einem Lappen der Coronellaniere entsprechende Teil ist durch zwei punktierte Linien angedeutet.

des Gefäßverlaufes in einem „Blättchen", er läßt allerdings ebenso wie Bowman das Vas efferens direkt in die Vena advehens einmünden, auch die Kanälchenform gibt er nicht richtig wieder.

Die Niere von Boa ist in vielen Lehrbüchern abgebildet, ich gebe aber hier doch eine Skizze davon, damit das daneben befindliche Schema eines Längsschnittes, das das Verhalten der Sammelgangverzweigungen darstellen soll, leichter verständlich ist. Aus der Anordnung der Sammelgänge und der Gefäßverteilung (vergl. Textfig. 29) geht hervor, daß jedes Blättchen der Boaniere einem Wulst der Kreuzotterniere entspricht. Die zwischen den beiden

punktierten Linien befindliche Nierenzone würde einem Lappen der Niere von Pelias homolog sein. Der fein punktierte Teil, der zwischen den beiden Blattquerschnitten gelegen ist, ist die Seitenansicht eines Blättchens, das nicht die ganze Breite der Niere einnimmt. Dieses Blättchen dürfte dem mittleren hinteren Teil des Kreuzotterlappens entsprechen, der, wie gesagt, schon bei der Ringelnatter meist einen selbständigen Wulst bildet. Der Ureter verläuft bei der Boa in der Mittellinie der Niere, darum ist es begreiflich, daß die Sammelgangstämmchen des „Lappens" ohne Vermittlung eines Truncus getrennt aus dem Ureter entspringen.

In Fig. 51 (Taf. 9) habe ich ein Schema der Schlangenniere dargestellt, das die Form und Anordnung der Kanälchen, wie auch die Gefäßversorgung zur Anschauung bringen soll. Die großen Gefäße der Schlangenniere sind schon von einer Anzahl älterer Autoren ausführlich beschrieben worden, ich erwähne in dieser Beziehung nur Schlemm (43) und Jacquart (17). Zur leichteren Orientierung gebe ich in Textfig. 26, p. 169, eine Skizze der medialen Seite der Kreuzotterniere mit der Gefäßverteilung.

Das Schema auf Taf. 9 stellt eine durch zwei Querschnitte aus der mittleren Partie eines Lappens der Coronellaniere herausgeschnittene Scheibe dar. Auch der mittlere Wulst der Kreuzotterniere zeigt den gleichen Bau, nur daß der Truncus der Sammelgänge etwas länger ist; unser Schema hat also für alle Nierenformen der Schlangen Geltung.

Die Aufknäuelung der Kanälchen ist etwas vereinfacht, ich habe nur die Hauptschleifen berücksichtigt. Die von seitlichen Verzweigungen der Sammelgänge entspringenden Kanälchen, die ja auch im Querschnitt getroffen werden müßten, sind der Einfachheit halber weggelassen. Auch die Wundernetze und Kapillaren sind ebenso wie in dem Schema der Eidechsenniere nur durch einige Aestchen dargestellt, um das Bild nicht zu kompliziert zu gestalten.

3. Krokodile.

Der erste, der die Krokodilniere untersuchte, war Joh. Müller (28). Doch die Mittel, deren er sich bei der Untersuchung bediente, waren wohl zu einfach, und so kam der große Forscher zu einer ganz unrichtigen Vorstellung vom Bau der Krokodilniere, er meinte, daß sich die Sammelkanäle im Inneren der Niere ver-

zweigen, daß also die Kanälchen gegen die Oberfläche gekehrt sind, wie bei den Säugetieren. Er gibt auch ein Bild der makroskopischen Ansicht eines Anschnittes der Niere; aus seiner Darstellung ist zu entnehmen, daß er die lakunären abführenden Venen für Sammelgänge angesprochen hat.

Die nächste Schrift, die sich mit der Krokodilniere beschäftigt, ist, abgesehen von einigen kurzen Bemerkungen in den Lehrbüchern von Stannius (48) und Owen (32), die Arbeit von Rathke (35). Rathke studierte die Krokodilniere nur makroskopisch, er untersuchte Embryonen und junge Tiere. Er unterscheidet bei der jungen Niere zwei Lappen, einen lateralen und einen medialen; der Ureter bildet nach dieser Auffassung die Grenze zwischen den beiden Lappen. Rathke machte die Beobachtung, daß die Nieren junger Tiere zunächst eine ebene Oberfläche haben, die aber später sehr uneben wird, indem „die Substanz eines jeden der beiden Nierenlappen stellenweise wulstartig hervorwächst“. Er gibt zwei sehr gute Abbildungen der Nieren älterer Alligatoren. Ueber den feineren Bau der Krokodilniere machte Solger (46) einige sehr zutreffende Beobachtungen. Er stellte fest, daß die Sammelgänge oberflächlich verlaufen, daß zwei größere Sammelgangäste ausgebildet sind, ein dorsaler und ein ventraler, und daß die diesen beiden Hauptästen angehörenden Tubuli mit ihren Scheiteln gegeneinander gekehrt sind; zwischen den beiden Nierenhälften fand er ein trennendes bindegewebiges „Septum“, in dem sich die Gefäße verzweigen. Es gelang ihm mit Salpetersäure Stücke von Kanälchen zu isolieren und er gibt ein etwas schematisiertes Bild eines solchen Kanälchens mit richtiger Darstellung der Hauptschleifen, auch über den histologischen Bau macht er einige kurze Angaben. Ohne diese Arbeit Solgers zu kennen, untersuchte Szakáll (50) das Urogenitalsystem der Krokodile. Er fand die von Solger entdeckten zwei Hauptäste der Sammelgänge, er bezeichnet sie mit vollem Rechte als ventralen und dorsalen Ureter, denn er fand, daß der ungeteilte Ureter und seine beiden Aeste das gleiche mehrschichtige schleimabsondernde Zylinderepithel haben und eine Submucosa mit Muskelfasern. Die Anordnung der Kanälchen glaubte er aus Schnitten ermitteln zu können, kam aber dabei zu sehr abenteuerlichen Ergebnissen: er meinte Kanälchen vom Säugetiertypus mit Henleschen Schleifen gefunden zu haben.

R. Standfuss (47) studierte die Malpighischen Körperchen vom Alligator. Er fand sie von wechselnder Größe und die Kapseln dicht aneinandergelagert.

Ich untersuchte ein Weibchen von Crocodilus vulgaris von 30 cm Körperlänge. Die Niere hatte noch eine nahezu ebene Oberfläche. Da die SOLGERsche Abbildung der jungen Krokodilniere schematisiert ist, gebe ich in Textfig. 30 die Reproduktion einer photographischen Aufnahme der rechten Niere in vier Ansichten. Die frische Niere hat eine rotbräunliche Färbung und der Ureter und die Sammelgänge heben sich als weiße Stränge scharf von dem Parenchym ab. Bei der Betrachtung von der äußeren Seite (c) kann man leicht erkennen, daß sich der Ureter in zwei



Textfig. 30. Rechte Niere eines jungen Krokodils im frischen Zustande photographiert, a Ventralansicht, b Dorsalansicht, c Lateralansicht, d Medialansicht. Vergr. 2,8 : 1.

Aeste gabelt, deren einer ventral und der andere dorsal verläuft; es ist sonderbar, daß dies einem so ausgezeichneten Beobachter wie RATHKE entgangen ist. Die Richtung der beiden Ureteren ist keine geradlinige, sondern sie beschreiben eine halbe Schraubenwindung, es scheint also beim Wachstum der Niere eine Torsion zu erfolgen. Jedem der beiden Ureteren entspricht ein Nierenlappen. Es sind dies natürlich nicht die von RATHKE als Lappen bezeichneten Bildungen; RATHKE hielt nämlich die in Fig. a jederseits vom Ureter gelegenen Partien für „Lappen". An der lateralen Kante ist die Grenze zwischen den beiden Hauptlappen als eine feine Furche zu erkennen (b). Am medialen Rande (d) stoßen die Lappenränder nur im vorderen Drittel zusammen, weiter rückwärts weichen sie auseinander, um den Arterien und den abfüh-

renden Venen den Zutritt zu ermöglichen, es ist dies der Hilus der Niere (Rathke). Nahe am Rande eines jeden Lappens (am besten in b zu sehen), ist bei der frischen Niere ein dunkelroter mit dem Rande parallel verlaufender Streifen zu erkennen, der sich aus lauter feinen Querlinien zusammensetzt, es sind dies die bluterfüllten Endzweige der Vena renalis advehens, die sich in Begleitung der Sammelgänge an der Oberfläche verteilt.

Szakáll gibt ein Schema des Ureters, das den ungeteilten Ureter ebenso lang darstellt, wie seine beiden Aeste. Wie wir aus Textfig. 30 ersehen können, ist dies unrichtig; der weitaus größte Teil der Niere gehört dem geteilten Ureter an, nur etwa das hintere Fünftel des Nierenparenchyms sendet seine Sammelgänge in den Ureterstamm.

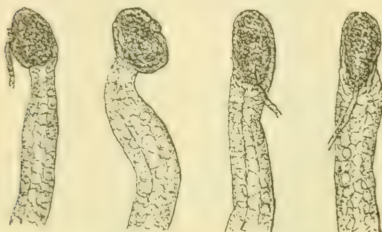
Formverhältnisse der Harnkanälchen.

Die Krokodilniere ist weitaus das günstigste Objekt für das Studium der Harnkanälchen, denn sie läßt sich ungemein leicht zerzupfen. Sogar bei der frischen, überlebenden Niere habe ich nahezu ganze Tubuli isolieren können, bei der mazerierten Niere kann man mit einem Zuge einzelne Knäuel von den Sammelgängen ablösen; die Kanälchen haben nämlich einen gestreckten Verlauf ohne Seitenwindungen, so daß die Knäuelschlingen nicht ineinandergreifen.

Auch bei den Nierenkanälchen des Krokodils kann man im wesentlichen die gleichen Teile unterscheiden, wie bei der Eidechse.

Der Hals, der die Bowmansche Kapsel mit dem Hauptstück verbindet, ist großen Variationen unterworfen. Es kommen dicht nebeneinander Kanälchen vor, deren eines einen langen schmalen Hals hat wie ein Schlangenkanälchen, während das andere dem Hauptstück direkt aufsitzen kann (vergl. Textfig. 31). Sehr merkwürdig ist nun die Tatsache, daß das Halsepithel unbewimpert ist. Ich untersuchte eine Anzahl von frischen, überlebenden Kanälchen und es war im Hals nie eine Spur von Wimperung zu erkennen, während die Wimperung im Schleifenstück sehr lebhaft war. Auf Schnitten zeigen die Halszellen ungefähr das gleiche Bild wie die Halszellen der Säugetierniere. Das Hauptstück (vergl. Fig. 30c Taf. 6, *HSt*) hat das typische kubische Epithel mit Bürstenbesatz, das, wie bereits Solger feststellte, pigmentfrei ist. Nur der Anfangsteil des Uebergangsstückes (*ÜSt*) ist schwach pigmentiert. Das Uebergangsstück, wie auch das Schleifenstück

zeigen eine deutliche Wimperung. Der dicke Teil des Schleifenstückes fehlt dem Krokodil nahezu ganz, nur innerhalb einer kurzen Strecke haben die Kanälchenzellen die Beschaffenheit, wie die Zellen des gleichnamigen Abschnittes der Eidechsenniere, das Wimperepithel geht also fast unvermittelt in das Schaltstück über. Die Zellen des Schaltstückes (*SSt*) zeigen bei Behandlung mit Mucikarmin eine schwache Rötung ihres oberen Randes, wie wir sie auch bei der Eidechse gefunden haben. Das initiale Sammelrohr (*iSR*) hat keinerlei Differenzierungen, wie wir sie bei der Eidechse oder bei den Schlangen kennen gelernt haben, aufzuweisen, sondern zeigt das gleiche Epithel wie die Sammelgänge, hohe Zylinderzellen mit Schleim in ihrem oberen Teil, also Gebilde, die mit den Elementen der Sammelgänge der Eidechse identisch sind. Wegen der darin enthaltenen Schleimtröpfchen erscheint das initiale Sammelrohr bei isolierten Kanälchen etwas dunkler als das Schaltstück.



Textfig. 31. Nierenkörperchen vom Krokodil. Vergr. 75 : 1.

Die Aufknäuelung der Kanälchen ist sehr einfach; sie zeigt im Prinzip den gleichen Bauplan, wie die Knäuel der Eidechse und der Schlangen. Von der Kapsel steigt das Hauptstück (vergl. Fig. 30 a u. b, Taf. 6) ohne die kleinste Seitenwindung bis zum Sammelrohr und biegt dann wieder um, wie dies bereits Solger feststellte. In der Höhe der Kapsel angelangt, geht der distale Schleifenschenkel in das Uebergangsstück über, das einen Bogen beschreibt und sich dann gegen die Kapsel senkt. Seine Fortsetzung, das Schleifenstück, bildet eine kurze Schleife, welche mit ihrem Scheitel nur bis zum Nierenkörperchen reicht, dem sie sich anlegt; eine kurze Strecke distal davon beginnt das Schaltstück, das, etwas geschlängelt verlaufend, einen Bogen bildet und sich dann geradeaus gegen den Sammelgang wendet; etwas unterhalb des oberen Drittels der Knäuelhöhe geht es in das initiale Sammelrohr über. Die Knäuel sind, wie Fig. 30 zeigt, wegen des geraden Verlaufes der Schleifen sehr schmal und sie stehen nahezu vertikal auf ihrem Sammelgang. Gegen die Spitze des Sammelkanales nehmen die Kanälchen rasch an Größe ab; doch bleiben bei ihnen die Proportionen, die wir bei den größeren Tubuli kennen gelernt haben, gewahrt (vergl.

Fig. 31, Taf. 6). Da sämtliche Kanälchen einander nahezu parallel sind, nehmen die kleinen Konvolute zu dem bogenförmig verlaufenden Sammelgang eine etwas geneigte Lage ein. An den Enden der Sammelgänge finden sich wiederum neogene Bezirke mit Zwergkanälchen (Fig. 32), auch sogenannte Pseudoglomeruli habe ich bei allen Sammelgängen angetroffen *(PsGl)*. Die Zwergkanälchen lassen schon alle Schleifen der großen Kanälchen unterscheiden.

Die Sammelgänge (Fig. 33, Taf. 6) sind sehr regelmäßig mit Kanälchen besetzt. Selbst die Einmündungsstellen sind nahezu genau zweizeilig angeordnet. Die Sammelgänge fließen zu zweien zusammen und nehmen dementsprechend in distaler Richtung an Dicke zu. Sie haben das gleiche einschichtige Epithel, wie die initialen Sammelrohre, der Ureter hingegen hat ein mehrschichtiges Zylinderepithel, wie dies bereits Szakáll gefunden hat; die Mucosa des Ureters sondert gleichfalls Schleim ab.

Architektur der Niere.

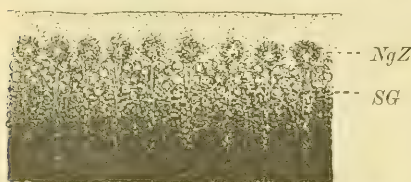
Die Kanälchen stehen sehr dichtgedrängt an den Sammelgängen, was schon aus Fig. 30a zu ersehen ist. Infolge dieses dichten Gefüges läßt sich ein Sammelgang mit seinen Kanälchen sehr leicht isolieren, ohne daß der Zusammenhang der Kanälchen gestört wird. Textfig. 32 zeigt die photographische Aufnahme eines solchen Nierenscheibchens. Da das Gewebe durch die Mazeration etwas gequollen ist, hat sich hier der Sammelgang, der in situ gegen sein Ende bogenförmig nach oben gekrümmt ist, gestreckt; in situ wäre also der obere Kontur gerade und der untere gebogen. Infolge der regelmäßigen Anordnung der Kanälchen kommt es zu einer sehr deutlichen Schichtung des Nierenparenchyms. Solger machte bereits auf die Schichtung des frischen Nierenquerschnittes aufmerksam; an jedem Lappenquerschnitt konnte er eine obere schmale helle Zone von einer breiten bräun-



Textfig. 32. Ein Nierenscheibchen vom Krokodil, durch Mazeration isoliert. *HZ* Hauptzone, *Mstr* Malpighischer Streifen, *SZ* Scheitelzone. Vergr. 18:1.

lichen unterscheiden. An mazerierten Nierenscheibchen können wir deutlich 3 Schichten wahrnehmen: 1) eine obere Zone — ich nenne sie Scheitelzone —, sie wird dargestellt durch die Schaltstücke, Schleifenstücke und Uebergangsstücke, 2) einen schmalen Streifen, der durch die Anordnung der Malpighischen Körperchen zustande kommt, wir können ihn als Malpighischen Streifen bezeichnen, und 3) die aus Hauptstücken und initialen Sammelröhren bestehende Hauptzone, die der Solgerschen braunen Zone entsprechen dürfte. Im Leben ist die Scheitelzone etwas heller als die Hauptzone, der Malpighische Streifen hebt sich aber davon als eine braunrote Linie ab.

Die Nierenscheibchen, welche aus zwei Lagen von Konvoluten bestehen, die sich spiegelbildlich gleichen, stehen in situ entsprechend den Verzweigungen der Sammelgänge sehr dicht beisammen; da sie alle von gleicher Dicke sind, zeigt der Lappenrand im durchfallenden Licht in der Ansicht von der Fläche ein sehr zierliches Bild (Textfig. 33): man sieht in gleichmäßigen Abständen die Sammelgänge gegen den Rand verlaufen, wo sie mit einem Knöpfchen, einem Pseudoglomerulus endigen. Es ist also am Lappenrande eine richtige, nahezu kontinuierliche neogene Zone ausgebildet.



Textfig. 33. Rand eines Nierenlappens vom Krokodil, bei durchfallendem Licht betrachtet. *NgZ* neogene Zone, *SG* Sammelgänge. Vergr. 26 : 1.

Die Sammelgangäste vereinigen sich zu größeren Bäumchen, deren obere Stämme schließlich in die Ureteren münden. Sämtliche Abschnitte der Bäumchen tragen Konvolute, auch in den Ureter münden einzelne Kanälchen, doch unterscheiden sich diese Tubuli in ihrem Baue nicht von den anderen. Fig. 34 (Taf. 6) stellt uns den vorderen Teil des ventralen Ureters, der in Textfig. 30 abgebildeten Niere in der Dorsalansicht dar, es ist dies also die Seite, die mit Kanälchen besetzt ist; die initialen Sammelrohre sind hier nicht eingezeichnet, da ja ihre Anordnung zur Genüge aus Fig. 33 zu ersehen ist.

Die beiden derart mit Kanälchen besetzten Ureteren sind so orientiert, daß, wie dies Solger zuerst feststellte, die Scheitel der Kanälchen beider Lappen einander zugekehrt sind. Zwischen den beiden Lagen von Knäueln findet sich Bindegewebe und es ver-

zweigen sich da die Arterien und abführenden Venen. Textfig. 34, die einen Schnitt durch die vorderste Partie der Niere darstellt, zeigt uns diese Verhältnisse sehr klar. SOLGER spricht von einem bindegewebigen Septum, das zwischen den beiden Schichten aus-

Textfig. 34. Querschnitt durch die vordere Region der Niere eines jungen Krokodils. Haemalaun und Mucikarmin. *AStr* Außenstreifen, *Ar* Arteria renalis, *DU* dorsaler Ureter, *GStr* Grenzstreifen, *iSR* initiale Sammelrohre, *IStr* Innenstreifen, *MStr* MALPIGHIscher Streifen, *SG* Sammelgang, *SZ* Scheitelzone, *Vra* V. renalis advehens, *Vrr* V. renalis revehens, *VU* ventraler Ureter. Vergr. 23 : 1.

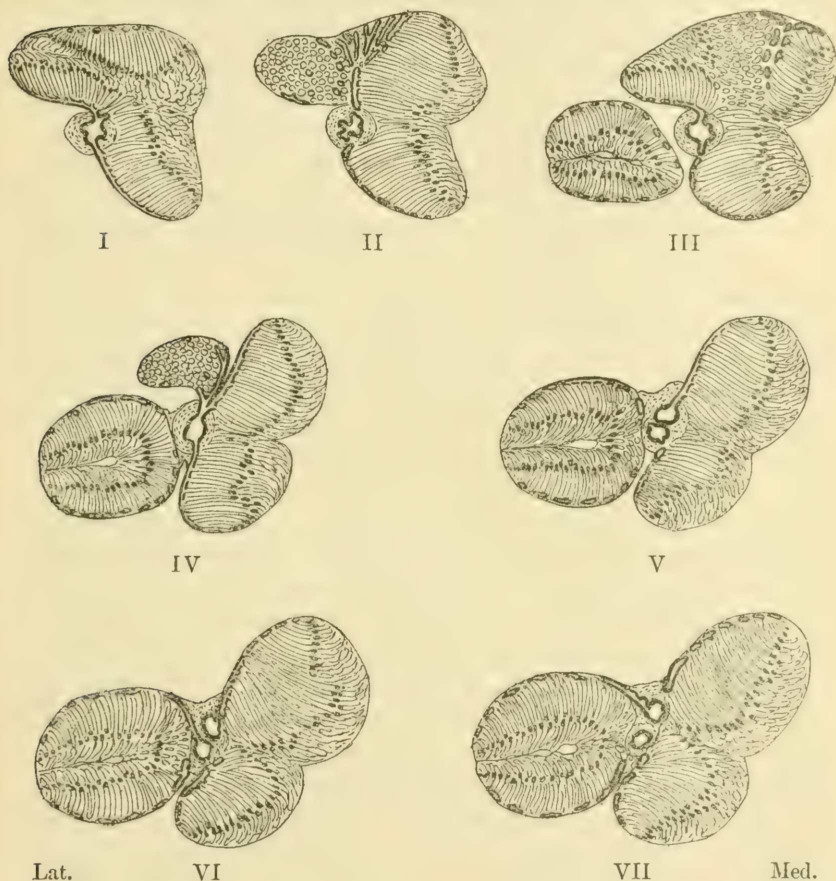
gebildet sein soll. Meiner Meinung ist diese Bezeichnung für das spärliche Bindegewebe, daß sich in Begleitung der Nierengefäße hier ausbreitet, nicht zutreffend. Die beiden Lappen werden nur durch die bindegewebige Nierenkapsel zusammengehalten, nach Entfernung der Kapsel sind daher die Lappen leicht voneinander zu trennen.

In dem abgebildeten Schnitt können wir außer den Schichten, die auch auf Anschnitten frischer und mazerierter Nieren zu erkennen sind, noch eine Teilung der Hauptzone in drei Streifen unterscheiden. Der Uebergang von dem Schaltstück zum initialen Sammelrohr findet bei allen Kanälchen auf gleicher Höhe statt, es kommen dadurch zwei Zonen zustande, ein Innenstreifen, der sich aus Hauptstücken und Schaltstücken zusammensetzt, und ein Außenstreifen, der Hauptstücke und initiale Sammelrohre enthält. An der äußersten Peripherie findet sich dann noch ein schmaler Grenzstreifen, der durch die Verzweigungen der Sammelgänge dargestellt wird. An Präparaten, die mit Mucikarmin gefärbt sind, ist diese Scheidung der Hauptzone in drei Streifen besonders scharf ausgeprägt.

In der mittleren Partie der Niere weichen an der medialen Seite die beiden Lappen auseinander, um den Gefäßen den Eintritt zu ermöglichen, was ich ja schon bei der Besprechung der äußeren Form erwähnt habe. Die beiden medialen Lappenhälften kehren also hier ihre Scheitelzonen nach außen (vergl. das Schema Fig. 52, Taf. 10); Solger erwähnt auch diese Bildung, er sah, daß hier seine weiße Zone an der Oberfläche war.

Die der Ureterengabel entsprechenden Hauptlappen umfassen, wie gesagt, ca. $^4/_5$ des ganzen Nierengewebes, nur im hintersten Teil der Niere nimmt der Ureterstamm noch einige Sammelgangäste auf. Die Architektur dieser Partie wird uns durch die in Textfig. 35 abgebildeten Schnitte erläutert. Die Schnitte folgen sich in Abständen von durchschnittlich 500 μ (im Maßstabe der Vergrößerung ausgedrückt, 4 mm) von hinten nach vorne. Wir sehen, daß nur die mediale Seite des Ureters Sammelgänge aufnimmt, und zwar sind es zwei Reihen von Aesten, die einen münden dorsal, die anderen ventral. Die Kanälchen sind mit ihren Scheiteln nach der Medialseite gerichtet. Im Schnitt I und III ist noch eine Partie von Kanälchen sichtbar, die dieser Schicht aufliegen, es sind dies Anschnitte von Windungen; die dorsale Partie zeigte nämlich einige Falten, wie wir sie noch weiter unten besprechen werden. Im Schnitt IV ist der Ureterquerschnitt schon

dorsiventral ausgezogen, im Schnitt V hat er sich bereits gegabelt; wir sehen, wie die dorsale Partie der Sammelgänge nun vom oberen Ureter entspringt und die ventrale von dem unteren. Die dem ungeteilten Ureter angehörende Partie der Niere ist also



Textfig. 35. Schnitte durch die hinterste Partie der Niere eines jungen Krokodils in der Reihenfolge von hinten nach vorne. Vergr. 7 : 1.

nichts anderes als eine Fortsetzung der medialen Hälfte beider Lappen nach rückwärts. Auf der lateralen Seite des Ureters wird im Schnitt III ein Anschnitt von Nierenparenchym sichtbar, der mit dem Harnleiter gar nicht zusammenhängt. Wie die weiter vorne liegenden Schnitte zeigen, gehört dieser Teil dem geteilten Ureter an; die hintersten Aeste der Sammelgänge gehen auf der

lateralen Seite von den gegabelten Ureteren schief nach rückwärts ab, so daß ein neben dem Ureterenstamm kaudalwärts sich erstreckender Fortsatz der lateralen Hälfte der Lappen zustande kommt.

Die beiden Ureteren liegen zunächst nahe beisammen in eine gemeinsame Bindegewebsmasse eingebettet, weiter nach vorne weichen sie aber immer mehr auseinander, indem die Konvolute auch an der Wurzel der Sammelgänge in die dorsiventrale Richtung einbiegen und sich zwischen die Ureteren schieben.

Dieser einfache Bau der Niere ist aber nur bei jungen Krokodilen zu beobachten, die Niere älterer Krokodile hat hingegen, wie dies ja JOH. MÜLLER und RATHKE schon geschildert haben, eine „gehirnartige“ Oberfläche, indem zahlreiche Falten und Windungen zur Ausbildung gelangen. Wie diese Falten zustande kommen, können wir sehr klar aus der Textfig. 30, p. 174, ersehen. Im kaudalen Teil des dorsalen Lappens (b) sind schon mehrere schwache Windungen sichtbar; aus ihrer Anordnung ist zu schließen, daß ihre Entstehung jedenfalls darin ihren Grund hat, daß der Lappenrand schneller wächst als die mittlere Partie und sich, indem er sich von dem anderen Lappen abhebt, in Falten legt. Ferner zeigt uns diese Figur, daß sich jeder Lappen unabhängig von dem anderen faltet. Wie sich die Sammelgänge in den Falten verteilen, bringt uns Fig. 34 (Taf. 6) zur Anschauung. Am vorderen Ende des Ureters sitzen zwei größere Stämmchen von Sammelgängen, die gabelig auseinanderweichen; diese Bildung entspricht einer Falte, die an der Spitze dieses Lappens ausgebildet ist. Textfig. 30, welche die gleiche Niere darstellt, von der auch Fig. 34 stammt, zeigt, daß (Ansicht a und c) diese zwei Stämmchen in den Vertiefungen an den beiden Seiten der Falte liegen. Von dort aus verteilen sich die Sammelgänge an der Oberfläche des Faltenwulstes. Die Kanälchen beider Faltenhälften stoßen dementsprechend in der Mittellinie der Falte, die durch einen feinen Spalt angedeutet ist, mit ihren Scheiteln zusammen, ähnlich wie in einem „Wulst“ der Kreuzotterniere. Bei den Gyri des dorsalen Lappens entsprechen jenen seitlichen Vertiefungen beiderseits der besprochenen Falte die gegen den Ureter offenen Furchen; in diesen liegen also zu Stämmchen ausgewachsene Partien der Sammelgänge und geben nach allen Seiten an die Falten ihre Aeste ab, ähnlich wie die Sammelgänge in einem Lobulus der Kreuzotterniere. Von innen treten Gefäße in die Falten ein und verzweigen sich in dem mittleren Spaltraum derselben.

Wie ich mich an der Niere eines älteren Krokodils aus der Sammlung des Zoologischen Institutes überzeugen konnte, entstehen bei dem weiteren Wachstum der primären Falten durch nochmalige Aufwulstung der Wandung sekundäre Falten und in diesen wiederum tertiäre, so daß zuletzt ein Labyrinth von Gyri und Sulci resultiert, wodurch der ursprüngliche einfache Bau vollkommen verwischt wird. Dazu kommt noch, daß sich die Gyri gegenseitig abplatten und daher eckige Formen bekommen. Stets kann man aber die tiefen Furchen, in denen sich die Sammelgangäste verzweigen, und die feinen in der Mittellinie der Falten verlaufenden Spalten unterscheiden, welche die Arterien und abführenden Venen aufnehmen.

In Fig. 52 (Taf. 10) habe ich versucht, die Architektur der Niere eines jungen Krokodils sowie die Gefäßverteilung schematisch darzustellen.

Die großen Gefäße der Krokodilniere sind von Jacquart (18), Nicolai (29) und Rathke (35) untersucht worden. Die Arteriae renales, verschieden an der Zahl, treten an den Hilus zwischen die beiden Nierenlappen und verzweigen sich daselbst, von dort aus dringen sie auch in die Spalten der Gyri. Auf dem gleichen Wege verlassen die Venae revehentes, 2—3 an der Zahl, die Niere. Die Vena renalis advehens verzweigt sich, ebenso wie bei anderen Reptilien, im engsten Anschluß an den Ureter und die Sammelgänge an der Nierenoberfläche. Auch die feineren Gefäßverzweigungen verhalten sich ähnlich wie bei anderen Reptilien. Ich machte zwar kein Injektionspräparat von der Krokodilniere, doch konnte ich an den Mazerationspräparaten die Gefäße und Kapillaren in größerem Umfange verfolgen. In Fig. 30c (Taf. 6) ist ein derartig isoliertes Vas afferens und efferens dargestellt. Letzteres verläuft ebenso wie bei den anderen Reptilien parallel mit dem absteigenden Schenkel des Hauptstückes gegen die Peripherie.

Was also die feineren Gefäße anlangt, so gilt für das Krokodil in jeder Beziehung das Schema der Schlangenniere.

Unser Schema (Fig. 52, Taf. 10) stellt einen idealen Querschnitt durch die mittlere Partie der Niere dar, an der medialen Seite sehen wir daher die Lappenränder auseinanderweichen, um den Gefäßen den Eintritt zu ermöglichen. Um das Schema verständlicher zu machen, habe ich die Gefäße in transversaler Rich-

tung verlaufen lassen. In Wirklichkeit haben die Hauptgefäßstämme einen longitudinalen Verlauf, wie dies ja aus Textfig. 34 zu ersehen ist, und es werden nur kleinere Aeste in transversaler Richtung abgegeben.

Der Einfachheit halber habe ich sämtliche Teile der Harnkanälchen schwarz dargestellt; ich gebe daher hier kurzgefaßt nochmals die Einteilung der Nierenschichten:

1) Scheitelzone, enthaltend die Uebergangsstücke, Schleifenstücke und den größeren Teil der Schaltstücke,

2) Malpighischer Streifen, dargestellt durch die Nierenkörperchen,

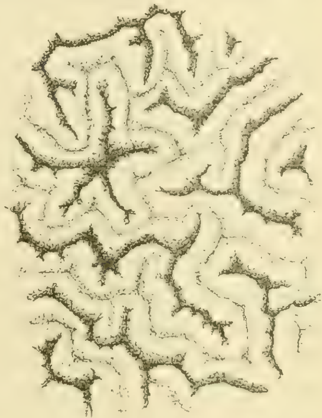
3) Hauptzone, die wiederum in folgende Etagen zerfällt:
   a) Innenstreifen, bestehend aus Hauptstücken und dem distalen Teil der Schaltstücke,
   b) Außenstreifen, zusammengesetzt aus Hauptstücken und initialen Sammelröhren,
   c) Grenzstreifen, dargestellt durch die Sammelgänge.

4. Schildkröten.

Ueber den Bau der Schildkrötenniere liegen in der Literatur nur sehr wenig Angaben vor. Joh. Müller (28) macht eine kurze Bemerkung über die Anordnung der Sammelgänge, die immerhin wichtig ist, da er feststellte, daß sie gegen die Oberfläche zu divergieren. Hüfner (14) gibt das Diagramm eines Kanälchens von Testudo; die Windungen sind zwar nicht ganz richtig wiedergegeben, immerhin ist die Lage am Sammelgang gut zum Ausdruck gebracht; er beobachtete, daß die Nierenkanälchen von Testudo pigmentiert sind, und zwar konnte er einen schwächer pigmentierten und einen dunkler pigmentierten, weiter von der Kapsel entfernten Abschnitt des gewundenen Kanälchens unterscheiden. R. Heidenhain (12) gibt an, daß in den Nierenkanälchen von Emys ein Abschnitt mit Stäbchenzellen fehlt und daß er in der Malpighischen Kapsel sonderbare rundliche Körper beobachtete. Etwas ausführlicher untersuchte van Wijhe (55) den feineren Bau der Niere von Emys. Er unterscheidet am Kanälchen einen Tubulus contortus, eine Henlesche Schleife und ein Verbindungsstück, das senkrecht in das Sammelrohr einmündet, und zwar fand er, daß die Kanälchen stets paarweise am Sammelrohr sitzen. Tribondeau (54) veröffentlichte eine kurze Mitteilung über die Histophysiologie der Testudoniere, er fand im Plasma der

Nierenzellen „grains urinaires", „vésicules lipoïdes" und Lecithinbläschen, ferner macht er die Angabe, daß die gewundenen Kanälchen die Hauptmasse der Niere darstellen.

Wie schon eingangs erwähnt, untersuchte ich die Nieren von Emys lutaria und Testudo graeca. Die Form der Schildkrötenniere ist im Gegensatz zu den Verhältnissen bei anderen Reptilien eine kompakte, sie erinnert äußerlich sehr an die Form der Säugetierniere. Die Niere von Emys macht auf den ersten Blick den Eindruck, als ob sie aus gesonderten Lappen bestünde, bei genauerer Betrachtung zeigt es sich aber, daß die quergestellten schmalen „Lappen" nur im Zickzack angeordnete Windungen einer einheitlichen Parenchymplatte sind. Die Niere von Testudo ist noch gedrungener als die Emysniere, auch ihre Oberfläche zeigt Falten und Furchen (vergl. Textfig. 36), doch sind die Falten hier viel zahlreicher und stehen sehr dicht gedrängt beisammen. Es gehen auch hier die Gyri ineinander über, so daß die Nierenoberfläche ihrer Textur nach am besten mit dem Baue einer Mäandrina zu vergleichen wäre. Der Ureter und die Gefäße treten an die Ventralseite der Niere, es ist entsprechend der kompakten Form des Organs eine Art Hilus ausgebildet.



Textfig. 36. Eine Partie der dorsalen Oberfläche einer Niere von Testudo. Vergr. 5 : 1.

Formverhältnisse der Kanälchen.

Die Kanälchen der beiden untersuchten Formen zeigen im allgemeinen die gleichen Verhältnisse in ihrem feineren Aufbau (vergl. Fig. 35 bis 37, Taf. 7), nur daß die Kanälchen von Testudo bedeutend größere Dimensionen erreichen.

Die Bowmansche Kapsel ist nahezu kugelrund. Sie setzt sich in einen wimpernden Hals fort, der relativ ziemlich kurz und eng ist. Im Kanälchen lassen sich die gleichen Abschnitte unterscheiden wie bei anderen Reptilien. Das Hauptstück, das sehr stark gewunden ist, hat ein kubisches Epithel mit breitem

Bürstenbesatz. In der oberen Partie der Zellen sind bei Testudo sehr viele Pigmentkörner enthalten („grains urinaires“ TRIBONDEAU) (54), bei Emys hingegen ist in diesem Abschnitt das Pigment nur sehr spärlich vertreten. Das Uebergangsstück *(ÜSt)* ist bei Testudo (Fig. 35 d) leicht von dem Hauptstück zu unterscheiden, indem es viel dunkler pigmentiert ist; bei Emys (Fig. 36 c u. 37 b) zeigt es in Mazerationspräparaten die gleiche Beschaffenheit wie das Hauptstück, so daß man es hier nur im Leben nach seiner Wimperung erkennen kann. Das distale Ende des Uebergangsstückes spitzt sich sehr stark zu, der Uebergang in das Schleifenstück springt daher viel mehr in die Augen als bei anderen Reptilien. Die wimpernde Partie *($SlSt_1$)* des Schleifenstückes ist sehr dünn und zart und relativ viel kürzer als der bedeutend dickere unbewimperte Teil *($SlSt_2$)*. Das Schaltstück *(SSt)* hat ein ähnliches Epithel wie das Schaltstück der Eidechse, nur daß sein Lumen relativ weiter ist. In Mazerationspräparaten zeigt es eine schwärzliche Färbung, die gegen sein distales Ende stärker wird; besonders bei Emys ist diese Färbung deutlich ausgeprägt, in dem Gewirre von Kanälchen des Nierenparenchyms kann man daher die Schaltstücke sofort erkennen. Woher diese dunkle Färbung in Mazerationspräparaten stammt, ist mir nicht klar, Schleim ist es jedenfalls nicht, denn sonst müßte der Sammelgang noch dunkler erscheinen, Pigment ist es aber auch nicht, denn im Leben ist im Kanälchen an dieser Stelle keine Differenzierung zu erkennen. Das initiale Sammelrohr ist sehr kurz und hat das gleiche Schleimzellenepithel wie die Sammelgänge, zylindrische Zellen, die in ihrer oberen Partie mit Schleimtropfen erfüllt sind. Das Epithel des Harnleiters besteht gleichfalls aus Schleim sezernierenden Elementen, doch ist es sowohl bei Emys, wie dies bereits DISSELHORST (5) erwähnt, als auch bei Testudo mehrschichtig.

Bei Emys sind die Kanälchen in allen Nierenregionen von ungefähr der gleichen Größe; man vergleiche in dieser Beziehung Fig. 36 b und 37 b, welche Kanälchen darstellen, die Sammelgängen von verschiedener Dicke aufsitzen; trotzdem sind beide Kanälchen von genau der gleichen Länge. Nur an den Enden der Sammelgänge finden sich etwas kleinere Kanälchen, die den Uebergang zu den Zwergkanälchen bilden. Bei Testudo hingegen sind die Kanälchen in ihrer Größe sehr verschieden, sie nehmen in distaler Richtung kontinuierlich an Größe zu, so daß die an den untersten Aesten der Sammelgänge sitzenden Tubuli verhältnismäßig ganz kolossale Dimensionen aufweisen. Fig. 39 c zeigt ein derartiges

auseinandergeschlagenes „kolossales“ Kanälchen von Testudo, es übertrifft die in Fig. 40 dargestellten Kanälchen wohl um das 3-fache an Länge und Dicke.

Am Scheitel jedes Sammelganges, der bis an die Nierenperipherie gelangt, findet sich metanephrogenes Gewebe mit Zwergkanälchen. Fig. 40 zeigt das obere Ende eines solchen Sammelganges; der Größenunterschied zwischen dem kleinen Kanälchen und den beiden anderen, die in distaler Richtung direkt auf das Zwergkanälchen folgen, ist sehr beträchtlich, was ich bei Testudo stets beobachtet habe. Ein anderes Zwergkanälchen von Testudo ist in Fig. 5 (Taf. 1) abgebildet, man kann hier nur einen Hals, ein dickeres und ein dünneres Stück unterscheiden; ich habe es zum Vergleich neben die Echidnakanälchen gestellt, weil auch die letzteren eine derartige Gliederung aufweisen.

Die Aufknäuelung der Tubuli der Chelonierniere folgt einem ganz anderen Bauplane als die Konvolute der bisher geschilderten Formen. Der wesentliche Unterschied besteht darin, daß sich die Knäuel ihrer Längenausdehnung nach beiderseits vom Sammelgang verteilen; bei größeren Kanälchen kommt es daher oft vor, daß sie den Sammelgang allseits mit ihren Schlingen umgreifen. Ferner ist hier die Schleifenanordnung keine so konstante wie bei den anderen Reptilien. Wegen der Kleinheit der Kanälchen zeigt Emys im Bau ihrer Konvolute bedeutend weniger Komplikationen als Testudo, wir wollen daher Emys zuerst besprechen, obschon, wie ich später ausführen werde, das Verhalten von Testudo primitiver sein dürfte. Fig. 37a zeigt uns einen Knäuel von Emys, der sehr einfach gebaut ist; der Hals liegt in der Höhe des Sammelganges. Das Hauptstück begibt sich nun an dem Sammelgang vorbei gegen die Peripherie, biegt um, macht einen kleinen Bogen gegen den Sammelgang, wendet sich wiederum gegen die Peripherie und erhebt sich dann zum Sammelgang empor. Hier angelangt, geht es in das Uebergangsstück über, welches sich wieder gegen die Peripherie wendet. Seine Fortsetzung, das Schleifenstück, beschreibt eine enge Schleife und steigt dann gegen das Malpighische Körperchen empor, dem es sich anlegt; eine kurze Strecke höher beginnt das Schaltstück, das eine bis an den Sammelgang reichende Schleife bildet und im Bogen in das initiale Sammelrohr übergeht, das nahezu in senkrechter Richtung in den Sammelgang mündet. Im ganzen sind also im Konvolut vier Schleifen ausgebildet. Kanälchen von so einfachem Verlauf sind übrigens sehr selten, die meisten haben

viel mehr Seitenwindungen, ferner ist die Schleife, die bei allen anderen Reptilien stets vorhanden ist, nämlich die vom Schleifenstück gebildete, sehr inkonstant. In Fig. 36a und b ist ein stärker gewundenes Kanälchen von Emys dargestellt; das Schleifenstück zeigt hier nur eine schwache Knickung, sonst hat es einen ziemlich gestreckten Verlauf. Die übrigen drei Schleifen sind aber sehr gut ausgebildet, ferner erhebt sich der erste rückläufige Bogen des Hauptstückes bis an den Sammelgang, dem er sich anlegt.

Während die Knäuel bei Emys so an dem Sammelgang sitzen, daß ihre Längsrichtung senkrecht zur Peripherie, d. h. Seitenwand des Gyrus steht, also derart wie bei allen anderen Reptilien, legen sich die Konvolute von Testudo quer über den Sammelgang, so daß also ihre Längsachse' paratangential orientiert ist. Bei den einfacheren Knäueln kann man die Schleifenanordnung, die wir bei Emys kennen gelernt haben, wiederfinden. Fig. 38a u. b zeigt uns ein solches Kanälchen. Das Hauptstück ist zwar derart gekrümmt, daß es vom Malpighischen Körperchen parallel zur Richtung des Sammelganges abgeht, sonst sind aber die Schleifen ähnlich gerichtet wie in Fig. 36, was aus einem Vergleiche der Silhouetten leicht zu ersehen ist. Das Schleifenstück hat hier noch einen gestreckteren Verlauf wie bei Emys. Die Lage zum Sammelgang war bei diesem Kanälchen eine derartige, als ob man das Emyskanälchen um seinen Sammelgang um 90° verschoben hätte, die Seite, die uns das Kanälchen von Testudo zukehrt, entspricht also der Ebene, in der sich die Arteria intralobularis verzweigt.

Wegen dieser eigentümlichen Lage habe ich die in Fig. 35 u. 39 dargestellten Kanälchen von Testudo so orientiert, daß der Sammelgang im Bilde vertikal verläuft, denn hier haben die rechts und links befindlichen Schlingen die gleiche Lage zu der Nierenoberfläche.

Fig. 35a stellt uns einen Knäuel der Landschildkröte in der Ansicht von der Peripherie dar. Man kann hier im wesentlichen nur eine Hauptschlinge unterscheiden, die durch das Hauptstück gebildet wird, von den anderen Schleifen sind nur spurenweise Andeutungen vorhanden, ihr Verlauf ist durch zahlreiche Seitenwindungen nahezu ganz verwischt. Auch hier ist das Schleifenstück gerade gestreckt; beim Schaltstück kann man zwar eine Doppelarkade wahrnehmen, doch bildet der zweite Arkadenbogen für sich noch eine kleine Schleife. Noch schwieriger ist es, das in Fig. 39 ab-

gebildete Kanälchen zu entwirren; der Knäuel wendet uns seine innere Seite zu. Die Hauptstück-Schleife hat hier den Sammelgang umschlungen, die Verlagerung des Knäuels ist im Vergleich mit Fig. 36 derart erfolgt, daß er, von dem oberen Ende des Sammelganges betrachtet, um die Sammelgangachse um 90° im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers gedreht wurde. Die Hauptstückschleife ist in so viele Teilschleifen aufgelöst, daß die Hauptzüge nicht mehr zu erkennen sind. Hingegen bildet das Ende des Uebergangsstückes eine lange Schlinge; das Schaltstück beschreibt merkwürdigerweise keine Doppelarkade, sondern eine sehr lange Schleife, die sich derjenigen des Uebergangsstückes anschmiegt.

Aus diesen Tatsachen ersehen wir, daß man für Testudo keine präzise Schleifenanordnung statuieren kann, indem bei dem weiteren Wachstum der ursprüngliche Bau nahezu ganz verwischt wird. Nur das eine gilt für alle Konvolute, daß nämlich ihre Längsachse parallel zur Peripherie gestellt ist.

Entsprechend der unregelmäßigen Form der Knäuel von Testudo sind auch ihre Einmündungsstellen in die Sammelgänge ziemlich regellos verteilt. Die Kanälchen münden sehr selten paarweise, sondern meistens sitzt auf gleicher Höhe auf dem Sammelgang nur ein initiales Sammelrohr, wie dies aus Fig. 39a, wie auch aus Fig. 41, die ein Geäste von Sammelgängen darstellt, zu ersehen ist. Anders bei Emys. Hier münden in der Regel zwei Kanälchen zusammen in den Sammelkanal. Schon VAN WIJHE (55) machte auf diese Anordnung aufmerksam. Die Verteilung der initialen Sammelröhren bei Emys ist am besten aus Fig. 42 zu ersehen, die einige Sammelgangäste darstellt.

Die Verzweigung der Sammelgangäste niederer Ordnung ist bei den Schildkröten stets eine dichotomische, wie bei den anderen Reptilien.

Architektur der Niere.

Wegen der gedrungenen Form der Konvolute hat ein mit Kanälchen besetzter Sammelgang der Schildkrötenniere eine ganz andere Form als bei den bisher besprochenen Reptilien. Während hier Nierenscheibchen zustande kommen, hat ein Sammelgang mit seinen Kanälchen bei den Schildkröten eher die Form einer Säule. Bei Emys ist diese Säule im Querschnitt etwa rechteckig, mit dem längeren Durchmesser senkrecht zur Peripherie orientiert, bei

Testudo hingegen elliptisch, die längere Achse tangential zur Seitenwand des Gyrus gestellt.

Die regelmäßige Anordnung der Kanälchen und der Umstand, daß ihre Größe nahezu konstant ist, bringt es mit sich, daß bei Emys ein solches Nierensäulchen ein ungemein zierliches Aussehen hat. Man kann daran stets zwei Lagen unterscheiden, eine innere dunklere Lage, sie kommt durch die Schaltstücke zustande, und eine äußere breitere Lage, die vorwiegend durch Hauptstück-Schleifen gebildet wird. Bei Testudo hingegen ist die Verteilung der Kanälchenstücke innerhalb des Säulchens so regellos, daß man keine derartige Schichtungen unterscheiden kann und keine geradlinigen Konturen zustande kommen. Die Nierensäulchen stehen dicht gedrängt beisammen, besonders bei Emys verlaufen die Aeste der Sammelgänge sehr nahe beieinander, was beim Präparieren die Orientierung sehr erschwert, bei Testudo greifen die Schleifen benachbarter Säulchen oft ineinander, so daß eine Trennung nicht leicht zu bewerkstelligen ist.

Während die Sammelgänge niederer Ordnung zu zweien zusammenfließen, münden Sammelgänge höherer Ordnung in größerer Zahl in Sammelkanäle, die an der Basis der Gyri verlaufen. In Fig. 44 sehen wir einen derartigen Sammelkanal mit Sammelgangästen, die in radiärer Richtung von ihm ausstrahlen. Der Kontur des Gyrus ist durch eine punktierte Linie angedeutet. Diese Sammelkanäle nehmen Aeste aus verschiedenen benachbarten Nierenwindungen auf, die Gyri entsprechen also nicht dem Verlaufe dieser Sammelkanäle, sondern ihre Sammelgänge können verschiedenen Systemen von Verästelungen angehören.

Der Bau der Gyri ist nun folgender: Jede Windung setzt sich aus zwei Platten von dicht angeordneten Nierensäulchen zusammen; diese Platten stehen einander derart gegenüber, daß die Flächen mit den Malpighischen Körperchen einander zugekehrt sind. Auf einem Schnitt bietet daher ein Gyrus das gleiche Bild wie etwa ein Lappen der Eidechsenniere. Zwischen den beiden Platten verzweigen sich die Arterien und die abführenden Venen. Wie erwähnt, stehen bei Emys die Knäuel senkrecht zu der Oberfläche der Nierenplatten, während sie bei Testudo eine zur Oberfläche parallele Lage einnehmen. Indem nun das Gefüge dieser Platten ein sehr festes ist, kommt es zu keiner Trennung der den verschiedenen Sammelkanälen angehörenden Partien, sondern das Ganze stellt eine kontinuierliche Masse dar, so daß man sich die Niere der Schildkröten als ein in Falten gelegtes kontinuierliches System von zwei band-

förmigen, aus Nierensäulchen bestehenden Platten, die ihre mit Glomeruli besetzten Flächen einander zukehren, vorzustellen hat. Bei Emys stellen die Platten wirklich ein einheitliches Band mit nur wenigen seitlichen Ausläufern dar, während bei Testudo das Plattenband noch viele Seitenbänder abgibt, was die Nierenoberfläche zu einem nahezu unentwirrbaren Labyrinth von Windungen macht.

Der Zusammenhang dieser Gyri dringt aber nicht besonders tief. Er wird dadurch mehr und mehr verwischt, daß sich die Aeste von Sammelgängen aus verschiedenen benachbarten Windungen in einem Stamm vereinigen können, der gleichfalls mit Kanälchen besetzt ist. Es kommt dadurch in der Tiefe ein Stroma von Kanälchen zustande, das eine einheitliche Masse darstellt, die nur durch die großen Gefäßäste unterbrochen wird.

Wie es schon aus Fig. 41 ersichtlich ist, ist der Verlauf der Sammelgänge ein radiärer. Die Sammelgänge wie auch die Sammelkanäle streben alle dem Nierenhilus entgegen. Hier vereinigen sich die Sammelkanäle zu dem Ureter, der dann die Niere verläßt. Während bei Emys die Länge des in das Nierenparenchym eingebetteten Ureters etwa einem Drittel des Nierenlängsdurchmessers gleichkommt, ist bei Testudo diese Strecke sehr kurz, so daß die Stämme der Sammelkanäle nahezu auf einen Punkt konvergieren.

Die Gefäßversorgung der Schildkrötenniere ist, was die größeren Stämme anlangt, vor allem von Bojanus (1) und von Nicolai (29) untersucht worden. Es sind paarige Arteriae renales (Arteria renalis communis Bojanus) ausgebildet, die an den Hilus der Niere treten; ferner ist noch eine Arteria renalis potior (Bojanus) vorhanden, die sich von der kaudalen Seite zur Niere begibt und sich an ihrer Oberfläche verzweigt. Die paarigen Venae renales revehentes sammeln sich am Hilus aus mehreren Zweigen und verschmelzen nach dem Austritt aus der Niere zum Stamm der Vena cava. Die Venae renales advehentes verhalten sich etwas komplizierter. Wie Nicolai fand, sind jederseits 3 Nierenpfortadern ausgebildet, welche an der unteren Fläche der Niere zu einem einheitlichen Stamme zusammenfließen, aus dem dann die Aeste für das Nierenparenchym entspringen.

Die feineren Zweige der Arterien und der abführenden Venen verzweigen sich zwischen den beiden Platten der Gyri. Die Vasa

efferentia verlaufen von den MALPIGHIschen Körperchen gegen die Peripherie, ähnlich wie bei anderen Reptilien, und lösen sich in der Gegend der Schleifen des Hauptstückes in ein Kapillarsystem auf, das sich mit den venösen Wundernetzen verbindet. Die Aeste des Truncus venarum advehentium, wie man den einheitlichen Stamm der Pfortadern bezeichnen kann, treten ins Nierenparenchym im engsten Zusammenhange mit den Sammelgängen. Bei Emys verlaufen diese Venen in den Furchen zwischen den Windungen, und zwar hat jede Windung ihre eigenen Venen, ähnlich wie bei der Eidechse jeder Lappen seine eigenen Venen in Begleitung der Sammelgänge bekommt und von der gleichen Vene nicht 2 aneinanderstoßende Lobi versehen werden. Bei Testudo hingegen treten in die Furchen zwischen den Gyri Venenstämme, die an alle benachbarten Windungen ihre Aeste abgeben; auf Tangentialschnitten von injizierten Nieren erscheinen die Venae advehentes als zierliche Rosetten, indem ihr Querschnitt nach allen Seiten feine Aestchen abgehen läßt.

In Fig. 53 (Taf. 10) habe ich versucht, ein Schema der Schildkrötenniere zu entwerfen in Anlehnung an die Befunde bei Testudo. Das Schema ist als eine aus der Mitte der Niere in sagittaler Richtung herausgeschnittene Scheibe gedacht. Der Verlauf der Kanälchen ist sehr schematisiert, da ja eine Wiedergabe sämtlicher Hauptschleifen das Schema zu sehr komplizieren würde. An den tieferen Aesten der Sammelgänge habe ich die daselbst einmündenden „kolossalen“ Kanälchen weggelassen, damit der Verlauf der Gefäße übersichtlicher ist.

Wie aus einem Vergleich mit Fig. 41 (Taf. 7) zu ersehen ist, habe ich im Schema die Sammelgänge erster Ordnung bedeutend länger wiedergegeben, als sie es in Wirklichkeit sind, ferner habe ich eine größere Partie von Sammelgängen höherer Ordnung ausgeschaltet, damit die Anordnung der Falten klarer zur Anschauung gelangen kann.

Wir sehen in dem Schema zu oberst einige Anschnitte von Gyri, welche sich aus je zwei Nierensäulchen zusammensetzen. In der Mitte der Gyri verzweigen sich die Arterien und die abführenden Venen, während in den Furchen zwischen den Gyri je ein Stamm der Nierenpfortader verläuft, um in der oben geschilderten Weise je zwei angrenzende Nierenplatten zu versorgen.

In der Tiefe zeigt uns das Schema die in radiärer Richtung

erfolgende Vereinigung der Arterien und Venae revehentes einerseits und der Sammelgänge und Venae advehentes andererseits. Die Sammelkanäle setzen sich in den Ureter fort, während sich die Aeste der Venae advehentes mit dem Truncus verbinden, der von den drei Nierenpfortadern gespeist wird.

5. Platydactylus.

Die Nierenarchitektur der besprochenen Formen der Reptilien läßt so verschiedene Typen unterscheiden, daß es wohl nicht ohne weiteres möglich sein dürfte, den einen auf den anderen zurückzuführen. Ich suchte daher nach einer Form, die im Nierenbau eine vermittelnde Stellung einnehmen würde. Die interessantesten Befunde wären wohl von einer Untersuchung der Rhynchocephalenniere zu erwarten, leider stand mir keine lebende Hatteria zur Verfügung.

Das Wenige, was wir über die Niere dieser Form wissen, ist nicht geeignet, in dieser Beziehung irgendwelche Schlüsse zu erlauben. Günther (10) beschrieb die äußere Form der Hatterianiere. Er fand sie unvollständig in 4—5 Lappen geteilt; die linke Niere soll die rechte um das Doppelte an Größe übertreffen. Osawa (31) untersuchte eine in Müllerscher Flüssigkeit gehärtete Niere eines Hatteriamännchens. Die Kanälchen, die er an Schnitten studierte, haben folgende Anordnung: vom Glomerulus verlaufen die Kanälchen „nach der Peripherie, machen einige Biegungen und kommen dann nach dem Zentrum zurück. Hier beschreiben sie wieder einige Biegungen und gehen meist fast in geradem Verlauf zur Peripherie, um endlich in den Sammelgang zu münden“. Aus dieser Schilderung ist allerdings nicht mit Sicherheit zu entnehmen, ob die Konvolute von Hatteria ähnlicher sind den Knäueln von Emys oder den Kanälchenwindungen der Eidechse. Osawa unterscheidet 4 Abschnitte des Harnkanälchens: einen kurzen Abschnitt, der gleich auf die Glomeruluskapsel folgt, wohl eine Art Hals, einen gewundenen Abschnitt mit kegelförmigen Zellen, einen dritten Abschnitt mit ähnlichen Zellen wie der Hals und ein viertes Stück mit kurzzylindrischen Zellen, die etwas dunkler gefärbt sind. Es soll kein Kanälchenstück mit Cilien versehen sein. Diese Angabe dürfte wohl unrichtig sein, denn nachdem wir von Amphibien wissen, daß ihre Harnkanälchen zwei wimpernde Abschnitte aufweisen (Roth, Nussbaum u. a.) und nachdem wir gesehen haben, daß alle Reptilien Wimpern in den Kanälchen

haben, ist wohl diese Behauptung OSAWAS darauf zurückzuführen, daß sein Material nicht besonders gut konserviert war. Eines können wir den Studien OSAWAS mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit entnehmen, daß nämlich die Nierenkanälchen von Hatteria keine sexuellen Differenzierungen aufweisen, denn das Tier, welches er untersuchte, war ein Männchen, und es wäre OSAWA ein derartiges Epithel, wie es REGAUD und POLICARD in dem segment sexuel der Schlangenniere beschrieben haben, wohl nicht entgangen.

Diese spärlichen Angaben zeigen, daß die Niere von Hatteria noch sehr untersuchenswert wäre.

Da mir keine Hatteria zur Verfügung stand, wandte ich meine Aufmerksamkeit den Askalaboten zu, die jedenfalls die primitivsten Saurier sind, und ich wurde in meinen Erwartungen nicht getäuscht.

Die Geckonenspecies, deren Niere ich untersuchte, war Platydactylus mauritanicus. Ueber die äußere Form der Askalabotenniere macht WIEDERSHEIM (56) einige Angaben, er fand die Niere vom Phyllodactylus birnförmig und konnte nichts von einer blattartigen Zeichnung der Oberfläche, wie sie LEYDIG (25) bei der Lacertaniere beschrieb, wahrnehmen. BRAUN (3) gibt an, daß die Nieren des Männchens vom Phyllodactylus an der Ventralseite eine weißliche Masse haben, die durch eine besondere Anordnung der Sammelröhrchen bedingt ist. Beim Weibchen soll diese Bildung fehlen; die Kanälchen treten hier schon in der Niere zusammen und münden dann in den Harnleiter. Während er beim Weibchen vom Platydactylus eine Verwachsung der hinteren Partie der Nieren beobachten konnte, waren die Nieren des Männchens vom Phyllodactylus getrennt.



Textfig. 37. Linke Niere eines Platydactylusmännchens in der Ansicht von der Medialseite. Vergr. 4 : 1.

Die Niere vom Platydactylus (Textfig. 37) ist von länglicher Form, am Kopfende breiter und sich kaudalwärts allmählich verjüngend. Eine deutliche Lappung ist nicht zu erkennen, doch zeigt der Rand schwache Kerben, die auf eine lappige Architektur schließen lassen. Was nun vor allem auffällt, ist ein weißlicher Zapfen, der aus dem im Leben rotbraunen Parenchym hervortritt. Schon bei äußerlicher Betrachtung kann man in dem Zapfen konvergierende hellere Streifen wahrnehmen. Diese merkwürdige

Scheidung der Nierensubstanz in zwei so verschiedene Abschnitte erinnert sehr an die bei Säugetieren vorhandene Scheidung in Rinde und Mark. Die Stellung des Zapfens ist nach der Medialseite gerichtet, so daß die aus dem Zapfen heraustretenden Ureteren nach der Kloake zu konvergieren. Wie Braun (3) angibt, soll beim Weibchen ein derartiger Zapfen fehlen. Es ist mir leider nicht möglich gewesen, ein Weibchen vom Gecko zu bekommen. Alle Geckonen, die ich untersuchte (5 an der Zahl), waren Männchen. Wie ich unten zu zeigen versuchen werde, dürfte die erwähnte Braunsche Angabe nicht ganz zutreffen; es ist wahrscheinlich beim Weibchen der Zapfen nur viel kleiner und von gleicher Färbung wie das Parenchym. Die Lateralseite der Geckoniere zeigt eine aus zahlreichen kleinen rundlichen Buckeln sich zusammensetzende Oberfläche.

Formverhältnisse der Kanälchen.

Trotz der Kleinheit der Niere sind die Kanälchen vom Gecko von ziemlich beträchtlicher Größe, die Tubuli der Eidechse erscheinen dagegen wie Zwergkanälchen. Die histologische Gliederung der Harnkanälchen ist aber fast in allen Punkten die gleiche wie bei der Eidechse (vergl. Fig. 43—45c, Taf. 8).

Die Form der Malpighischen Körperchen ist kugelrund. Die Kapsel ist sehr derb und besteht aus großen Zellen; ihre Verbindung mit dem Hauptstück, der wimpernde Hals, ist von wechselnder Länge (vergl. Textfig. 38), man findet Kapseln mit langem schmalen Hals, wie bei Schlangen, andererseits aber auch Kapseln, die dem Hauptstück direkt aufzusitzen scheinen. Das Hauptstück hat ein kubisches Epithel mit sehr schönem Bürstenbesatz. In den oberen Teilen der Zellen finden sich reichlich hellbraune Körnchen. Einzelne Strecken des Hauptstückes zeigen oft eine etwas stärkere Pigmentierung, sie erscheinen als dunkle Bänder auf dem Kanälchen (vergl. besond. Fig. 44c, Taf. 8). Etwa am Ende des zweiten Drittels des Hauptstückes tritt stets eine stärker



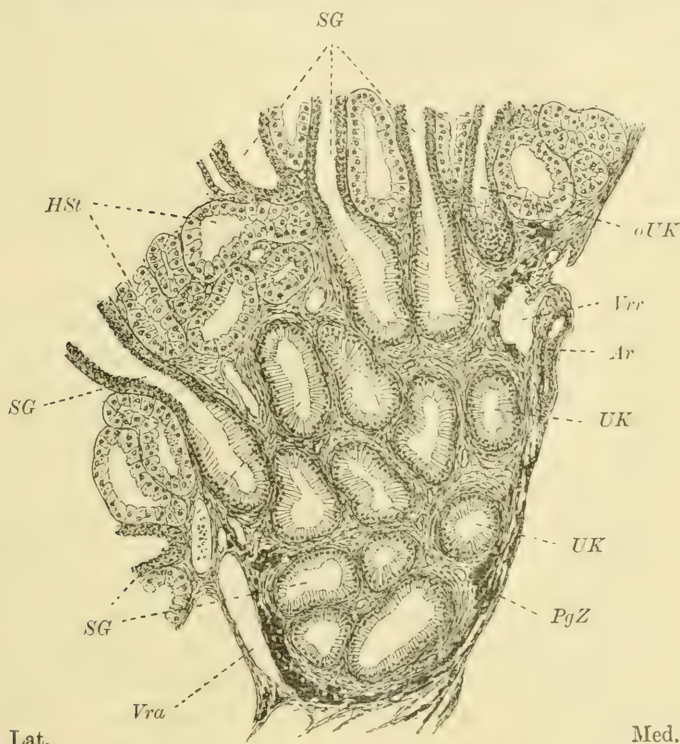
Textfig. 38. Malpighische Körperchen vom Platydactylus. Vergr. 75 : 1.

pigmentierte Zone auf, distal davon läßt jedoch das Pigment sehr nach. Auch das darauffolgende Uebergangsstück ist fast pigmentfrei, und hellt sich gegen das Schleifenstück vollkommen auf. Die Gliederung des Schleifenstückes in zwei Abschnitte ist nur im Leben, wenn die Cilien schlagen, wahrnehmbar, denn der unbewimperte Teil hat die gleiche Weite wie der bewimperte und auch das gleiche helle Epithel. Das Schaltstück *(SSt)* ist verhältnismäßig kurz; es hebt sich von dem Schleifenstück durch dunklere Färbung ab, ähnlich, wie wir dies bei Schildkröten gesehen haben. Das initiale Sammelrohr *(iSR)* ist zwar sehr kurz, dafür ist es aber der dickste Teil des ganzen Kanälchens. Seine Wandung ist relativ dünn, sie besteht aus einem niedrigen Zylinderepithel, das Schleim sezerniert; die Zellen enthalten in ihrem oberen Abschnitt stets Schleimtropfen, ähnlich wie die Zellen der Sammelgänge der Eidechsenniere. In dem initialen Sammelrohr finden sich oft Sekretmassen, die in Mazerationspräparaten sehr dunkel erscheinen (Fig. 44 u. 45). Die Sammelgänge haben in ihrer proximalen Partie auch das gleiche Epithel wie die initialen Sammelrohre.

Außer den Kanälchen, die in Sammelgänge münden, gibt es in der Niere vom Platydactylus noch Tubuli, die selbständig oder zu zweien oder dreien vereinigt, unmittelbar mit dem Ureter in Verbindung treten, also uretrale Kanälchen, wie wir sie schon bei der Blindschleiche kennen gelernt haben. Die histologische Beschaffenheit dieser Kanälchen ist die gleiche wie die der gewöhnlichen Tubuli, nur das initiale Sammelrohr zeigt einige Besonderheiten. Wie wir der Fig. 45c, die ein solches Kanälchen darstellt, entnehmen können, ist das initiale Sammelrohr hier bedeutend länger wie bei anderen Tubuli. Schnitte durch die Region, in der diese Kanälchenstücke verlaufen (Textfig. 39), zeigen nun, daß die untere Hälfte der initialen Sammelrohre dieser Tubuli *(UK)* ein hohes helles Zylinderepithel hat, dessen Zellen in ihrem Plasma ein feines granulöses Sekret enthalten. Die Beschaffenheit dieses Epithels stimmt vollkommen überein mit den Bildern, welche Regaud und Policard (37) von dem initialen Sammelrohr der Schlangenmännchen gegeben haben; auch die oben erwähnten Schnittbilder Disselhorsts (5) der Niere von Anguis zeigen ähnliche Elemente. Daraus können wir entnehmeu, daß es sich auch bei diesen Zellen vom Platydactylus um Elemente handeln dürfte, die nur dem Männchen eigen sind und die ein Sekret ausscheiden, welches die Funktion hat, das Sperma zu konservieren.

Auch die distalen Teile der Sammelgänge zeigen ein derartiges Zylinderepithel. Der Uebergang vom Schleimepithel zu diesem hellen Epithel ist ein sehr schroffer; wir sehen in Textfig. 39 drei Längsschnitte durch den unteren Teil von Sammelgängen *(SG)*, in denen sich das niedrige mit Schleimtropfen erfüllte Epithel unvermittelt in das helle Zylinderepithel fortsetzt.

Der aus diesen Gängen entspringende Ureter, der übrigens



Textfig. 39. Querschnitt durch den Markzapfen einer Niere vom Platydactylus ♂. *Ar* Arteria renalis, *HSt* Anschnitte von Hauptstücken, *oUk* oberer Teil des initialen Sammelrohres eines uretralen Kanälchens, *PgZ* Pigmentzellen, *SG* Sammelgänge, *Uk* unterer Teil des initialen Sammelrohres der uretralen Kanälchen, *Vra* Vena renalis advehens, *Vrr* Vena renalis revehens. Vergr. 80 : 1.

sehr kurz ist, hat eine aus niedrigen Zylinderzellen bestehende Mucosa, die im Gegensatz zu der Ureterwandung anderer Reptilien keinen Schleim absondert.

An den oberen Enden der Sammelgänge findet sich in allen Läppchen embryonales Gewebe mit Zwergkanälchen. Fig. 46

stammt von einem solchen Gebilde; während auf der rechten Seite ein kleines Kanälchen zu sehen ist, das schon deutlich ein Hauptstück, einen hellen Teil und ein initiales Sammelrohr unterscheiden läßt, läuft der Sammelgang auf der linken Seite in zwei „Pseudoglomeruli“ aus.

Die Aufknäuelung der Harnkanälchen vom Platydactylus hat einen von den Eidechsenkonvoluten grundverschiedenen Bau. Man kann in den Knäueln vom Gecko alle Eigentümlichkeiten wiederfinden, die für die Schildkrötenniere charakteristisch sind. Die in Fig. 43 u. 44 a u. b dargestellten Konvolute und ihre Silhouetten erinnern auf den ersten Blick auf die Kanälchen von Testudo. Die Knäuel vom Gecko haben nämlich eine ähnliche Lage am Sammelgang, wie wir sie für die Tubuli von Testudo kennen gelernt haben; die Längsachse des Knäuels ist zur Verzweigungsfläche des Sammelganges paratangential orientiert, und zwar liegen die Knäuel im Läppchen nach innen vom Sammelgang.

Fig. 43 entstammt einem Kanälchen aus dem oberen Teil eines Lobulus. Wir sehen das Hauptstück nach links von der Kapsel, die in der Nähe des Sammelganges gelegen ist, abbiegen. Nachdem es einen rückläufigen Bogen beschrieben, begibt es sich in transversaler Richtung über den Sammelgang nach rechts, beschreibt eine Arkade und macht sodann, in das Uebergangsstück sich fortsetzend, eine Schleife. Die darauffolgende Partie des Kanälchens bildet einen kleinen Bogen und geht in das Schleifenstück über, das eine kleine enge Schleife beschreibt, deren Scheitel bis auf die linke Seite des Sammelganges reicht. Der distale Schenkel der Schleife macht wiederum einen kleinen Bogen und legt sich dem Malpighischen Körperchen an. Das Schaltstück, das an dieser Stelle seinen Anfang nimmt, wendet sich nach rechts, bildet eine Arkade und geht dann in das initiale Sammelrohr über, das mit einem anderen Kanälchen verschmelzend, rechts in den Sammelgang mündet. Wenn sich der Leser die Mühe nimmt, die Silhouette dieses Kanälchens mit den in Fig. 35 und zum Teil auch in Fig. 39 (Taf. 7) abgebildeten Konvoluten von Testudo zu vergleichen, so wird er bei den letzteren nahezu alle Hauptschlingen des Kanälchens vom Gecko entdecken können; der einzige Unterschied ist der, daß bei diesem Knäuel vom Platydactylus das Schleifenstück eine deutliche Schleife bildet und daß das Malpighische Körperchen in der mittleren Partie des Konvolutes gelegen ist; bei einem ähnlich orientierten Knäuel von Testudo läge die Kapsel an dem rechten Rande. Weniger klar liegen die Ver-

hältnisse bei dem aus der Tiefe eines Läppchens stammenden Kanälchen, das uns in Fig. 44 zur Anschauung gebracht wird. Es sind so viel sekundäre Windungen ausgebildet, daß die ursprünglichen Schlingen des Hauptstückes nahezu vollkommen verwischt sind. Dies haben wir übrigens bei den tiefen Kanälchen von Testudo gleichfalls beobachtet, man vergleiche damit Fig. 39. Bei unserem Kanälchen legt sich das distale Ende des Hauptstückes mit dem Uebergangsstück um den Sammelgang herum. Eine Schleife des wimpernden Teiles ist hier nicht vorhanden, sondern das Schleifenstück beschreibt im Bogen eine Zickzacklinie. Das Schaltstück zeigt hier andeutungsweise die bei Schildkröten oft vorkommende Doppelarkade. Im Vergleich zu dem in Fig. 43 abgebildeten Kanälchen ist unser Konvolut nach der Seite seines initialen Sammelrohres verschoben, denn der Glomerulus befindet sich nahezu am linken Rande.

In einer wesentlich reineren Form finden wir den Verlauf des Testudokonvolutes in dem in Fig. 45a und b dargestellten Knäuel eines uretralen Kanälchens. Drehen wir das Konvolut von Testudo, welches in Fig. 35a, b und c abgebildet ist, derart, daß die Seite mit der Bowmanschen Kapsel nach oben gerichtet ist, so haben wir ein Bild, das in allen wesentlichen Punkten mit dem erwähnten Knäuel vom Platydactylus übereinstimmt. Hier sind zwar am Hauptstück einige sekundäre Windungen mehr ausgebildet, doch sogar die finden wir bei dem Testudokanälchen angedeutet. Der einzige Unterschied bestände darin, daß beim Platydactylus die Doppelarkade des Schaltstückes weniger scharf ausgeprägt ist. Von dem initialen Sammelrohr müssen wir allerdings absehen, doch gerade die Verschiedenheit dieses Stückes in den beiden Konvoluten scheint mir in gewisser Beziehung wichtig zu sein, denn sie zeigt uns, daß es nicht etwa die Lage am Sammelgange ist, welche bei der Ausbildung der Schleifen einen mitbestimmenden Faktor abgibt, sondern daß sich die Hauptschleifen jedenfalls als eine Selbstdifferenzierung entwickeln.

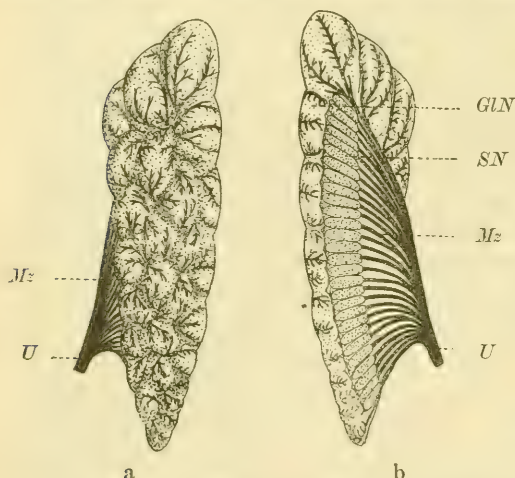
Die Form der Sammelgänge wird bestimmt durch die Anordnung der initialen Sammelrohre. Im ganzen sehen die Sammelgänge (vergl. Fig. 47 Taf. 8) den gleichnamigen Bildungen der Eidechsenniere sehr ähnlich. Die einzelnen Abschnitte der Gänge sind relativ kurz, so daß ihr Geäste handförmig erscheint. Die Verteilung der Kanälchen auf dem Sammelgang ist ziemlich unregelmäßig, die oberen Teile der in Fig. 47 dargestellten Sammelgänge sind zwar auf beiden Seiten mit Sammelröhrchen besetzt,

doch kommen einseitig besetzte Gänge, wie es hier der Stamm ist, auch sehr häufig vor.

Architektur der Niere.

Die Aufeinanderfolge der Kanälchen an einem Sammelgang zeigt beim Gecko ähnliche Verhältnisse wie bei Testudo. Die Kanälchen lagern untereinander auf der inneren Seite der Sammelgangverzweigungen. Es liegen an dem gleichen Sammelgang nie zwei Kanälchen auf gleicher Höhe nebeneinander, da ja die Knäuel infolge ihrer paratangentialen Lage die ganze Breite eines Nierensäulchens ausfüllen. Im Gegensatz zu Testudo erstrecken sich die Harnkanälchenmündungen nur auf die niedrigsten 2—3 Ordnungen von Sammelgängen, ähnlich wie bei Lacerta.

Die Sammelgänge fließen nun derart zusammen, daß ihre mit Kanälchen besetzten Seiten gegeneinander gekehrt sind, d. h. daß sie um eine mittlere Längsachse im Kreise angeordnet sind, wie uns dies Fig. 48 veranschaulicht. Im Innern eines solchen Bäumchens verzweigen sich die Arterien und die abführenden Venen. Jedes Sammelgangbäumchen entspricht einem Läppchen des Nierenparenchyms. Mit anderen Reptilien verglichen, sind diese Lobuli sehr klein, sie umfassen ja kaum 10 bis 12 Sammelgänge erster Ordnung. Das in Fig. 48 abgebildete Bäumchen entstammt übrigens dem größten Lobulus der ganzen Niere, es ist dies der Lappen, der die vordere mediale Spitze der Niere darstellt; die übrigen Läppchen haben meistens kaum halb so viel Sammelgangäste.



Textfig. 40. Schema der Verzweigung der Sammelgänge und der initialen Sammelrohre in der Niere vom Platydactylus ♂. a Medialansicht, b Lateralansicht. *GlN* Gelappte Niere, *Mz* Markzapfen, *SN* Seitenniere, *U* Ureter. Vergr. 4 : 1.

Während bei der Eidechse die Lappen serial angeordnet sind, reihen sich beim Gecko die Lobuli regellos aneinander, so daß auf einen Nierenquerschnitt 3—4 Läppchen zu liegen kommen.

Wie uns die schematische Textfig. 40a, welche die laterale Seite der Niere darstellt, veranschaulicht, nehmen die Läppchen von vorn nach hinten entsprechend der Verjüngung der Niere an Größe ab, in jeden Querschnitt kommt daher ungefähr die gleiche Anzahl von Lobuli zu liegen.

Die ohne Vermittelung von Sammelgängen in den Ureter mündenden Kanälchen ordnen sich, wie wir es schon bei der Blindschleiche gesehen haben, nicht zu Lappen an, sondern sie stellen eine längliche Leiste dar, die sich längs des ganzen medialen Randes der Niere hinzieht. Diese Leiste können wir auch hier als Seitenniere bezeichnen. In Textfig. 40b sind die Knäuel der Seitennierenkanälchen durch feinere Punktierung hervorgehoben. Auf einen Querschnitt der Seitenniere entfallen ca. 3—4 Knäuel. Sie sind derart orientiert, daß der Rand mit dem absteigenden Schenkel der Hauptstückschleife medialwärts, also nach der Nierenfläche zu, gekehrt ist. Die Sammelröhren der Seitennierenkanälchen konvergieren, wie uns Textfig. 40b zeigt, alle nach der Austrittsstelle des Ureters hin, die radiäre Streifung der medialen Seite des Nierenzapfens kommt also durch diese konvergente Anordnung der Seitennierenkanälchen zustande.

Die Lagebeziehungen der Lobuli zu der Seitenniere und die Anordnung der Sammelgänge und Sammelröhren ersehen wir am besten aus dem in Fig. 49 (Taf. 8) abgebildeten Querschnitt der Niere vom Gecko. Die Zeichnung habe ich nach einem Mazerationspräparat angefertigt, die Umrisse wie auch der Verlauf der Sammelgänge sind alle mit dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen, nur die Schlingen der Kanälchen sind etwas vereinfacht, damit sämtliche Schaltstücke und initiale Sammelröhrchen sichtbar sind. Das Bindegewebe, welches, wie wir unten sehen werden, reichlich ausgebildet ist, habe ich weggelassen. Der gelappte Teil der Niere umfaßt, wie diese Figur zeigt, ca. $^2/_3$ des gesamten Nierenparenchyms. Die Seitenniere liegt beim Gecko nicht frei, wie bei Anguis, sondern sie wird dorsal von einem Teil der gelappten Niere überlagert, es ist dies eine Längsreihe von „halben" Läppchen (vergl. auch Textfig. 40b), also Läppchen, die nur auf ihrer dorsalen Seite Sammelgänge besitzen und die mit der inneren, mit Kanälchen besetzten Fläche direkt den Scheiteln der Seitennierenkonvolute aufliegen.

Die Sammelgänge der Lobuli haben einen ähnlichen Verlauf wie die Sammelröhren der uretralen Knälchen, sie senken sich durch das Nierenparenchym gegen die Ventralseite und bilden

mit den erwähnten Sammelröhren den Nierenzapfen, gegen dessen ventrale Spitze sie konvergieren. Der Nierenzapfen setzt sich also lediglich aus Sammelkanälchen der Niere zusammen. Eine solche nur aus Sammelkanälchen sich zusammensetzende Zone der Niere bezeichnet man bei Säugetieren als Mark, und ich glaube, daß wir diese Benennung mit vollem Rechte auch auf den Nierenzapfen der Geckoniere anwenden dürfen. Die Geckoniere zeigt also eine Scheidung in eine Zone mit Konvoluten und eine Zone mit konvergenten Sammelgängen, in Rinde und Mark.

Die histologische Beschaffenheit des Markes haben wir schon in Textfig. 39 (p. 197) kennen gelernt, es besteht aus den untersten, mit hohem Zylinderepithel ausgestatteten Teilen der Sammelgänge der Läppchen und der Sammelröhren der Seitenniere. Diese Abschnitte haben eine reichlich entwickelte Tunica fibrosa mit vereinzelten glatten Muskelfasern; auch die Lücken zwischen den Tubuli des Markes sind mit faserigem Bindegewebe ausgefüllt. In der den Markzapfen umhüllenden bindegewebigen Kapsel sind oft Pigmentzellen *(PgZ)* ausgebildet.

Die im Marke konvergierenden Tubuli verlaufen derart, daß sie in der vorderen Region (vergl. Textfig. 40b) am ventralen Rande zu einem etwas weiteren Röhrchen verschmelzen, das auch das gleiche hohe Epithel hat wie die Sammelkanäle. Die Mehrzahl der Tubuli verläuft aber getrennt bis nahezu an die Spitze des Markzapfens, die ventral und medial gelagert ist. Erst hier an der Spitze verschmelzen sämtliche Kanälchen und setzen sich dann in den Ureter fort, der Ureter nimmt also erst an der Spitze des Markzapfens seinen Ursprung. Die Geckoniere besitzt im Gegensatz zu allen anderen Reptilien keinen intrarenalen Ureter, sondern alle Sammelkanälchen konvergieren gegen einen Punkt, um sich hier in den Ureter zu eröffnen.

Braun (3) macht die Angabe, beim Weibchen vom Phyllodactylus hätte er keinen Nierenzapfen beobachtet, sondern die Niere der Weibchen soll einen anderen Bau haben als die der Männchen. Ich bekam leider keine Geckoweibchen zu Gesichte, trotzdem wage ich die Vermutung zu äußern, daß diese Angabe nicht ganz zutreffend sein dürfte. Die hohen Zylinderzellen der Marktubuli sind, wie wir gesehen haben, zweifellos eine Eigentümlichkeit des Männchens, es dürfte daher beim Weibchen, entsprechend dem niedrigen Epithel seiner Markkanälchen der Mark-

zapfen viel kleiner sein und sich auch nicht durch weißliche Färbung von der Rinde abheben, so daß also die Niere des Weibchens makroskopisch, wie auch — bei nicht besonders günstigen Schnitten — mikroskopisch in ihrem Baue von der des Männchens verschieden erscheinen mag, daß es sich aber um einen prinzipiellen Unterschied in dem Lappenaufbau handeln würde, ist sehr unwahrscheinlich, denn bei sämtlichen anderen Reptilien beziehen sich die geschlechtlichen Unterschiede nie auf die Architektur der Niere.

Die großen Gefäße der Geckoniere entsprechen im wesentlichen den Gefäßen, die wir bei der Eidechse kennen gelernt haben. Die Arterien und die Vena revehens treten an der dorsalen Partie der Medialseite zur Niere, während die Vena revehens die laterale Fläche des Markzapfens entlang verläuft (vgl. Fig. 49, Taf. 8). Die Arterie gibt mehrere Aeste in den Spaltraum zwischen der Seitenniere und den sie überlagernden Läppchen; hier biegen die Gefäße in die longitudinale Richtung ein. Von diesen Arterien zweigen sich Aeste ab, welche die Vasa afferentia an die beiden angrenzenden Kanälchenpartien abgeben. Außerdem entspringen aus ihnen Gefäße, die im Bogen an der Grenze zwischen dem Mark und der Rinde der gelappten Niere verlaufen, man kann diese Gefäße als Arteriae arciformes *(Aarc)* bezeichnen. An jeden Lobulus geben diese Arterien im rechten Winkel Zweige ab, die Arteriae intralobulares *(Ail)*. Die abführenden Venen haben einen ähnlichen Verlauf, nur daß sie große Lakunen darstellen, ähnlich wie bei anderen Reptilien.

Die Aeste der Nierenpfortader senken sich von der lateralen Seite in das Mark ein und verzweigen sich längs der Sammelgänge.

6. Grössenverhältnisse der Harnkanälchen der Reptilien.

Bei der Besprechung der Nieren der einzelnen Reptiliengruppen ist es vielleicht aufgefallen, daß ich keine Angaben über die Dimensionen der Kanälchen gemacht habe. Der Grund liegt darin, daß die Kanälchen der Reptilienniere von sehr wechselnder Größe sind, indem von den Zwergkanälchen bis zu den „kolossalen" Kanälchen in jeder Niere eine kontinuierliche Reihe von Zwischenstufen führt. Ich will daher hier auch nicht auf die Angaben einzelner Autoren über die Größe der Reptilienharnkanälchen ein-

gehen, denn sie äußern sich nirgends darüber, aus welcher Region der Niere das Kanälchen stammte und ob es noch größere Kanälchen gegeben hat.

Damit man sich eine Vorstellung von der absoluten Größe der Tubuli der Reptilienniere bilden kann, lasse ich hier zwei Tabellen folgen, worin ich die Längen- und Dickendimensionen der größten von mir beobachteten Kanälchen der untersuchten Species wiedergebe. Da zwischen dem Hauptstück und Uebergangsstück in Mazerationspräparaten schwer eine scharfe Grenze zu ziehen ist, die exakte Messungen erlauben würde, so habe ich in der Tabelle IV beide Kanälchenpartien zusammengenommen. In der Tabelle V habe ich das Uebergangsstück ausgelassen, denn es wäre zwecklos, dafür eine bestimmte Dicke anzugeben, da es sich allmählich von der Dicke des Hauptstückes bis auf die Dicke des Schleifenstückes verjüngt.

Die Länge ist in Millimetern, die Dicke in Mikren ausgedrückt.

Tabelle IV.

Länge der Harnkanälchen der Reptilien.

	Lacerta	Anguis ♀		Coronella ♀	Pelias ♀	Crocodilus	Testudo	Emys	Platydactylus ♂	
		gewöhnl. Kanälch.	uretrales Kanälch.						gewöhnl. Kanälch.	uretrales Kanälch.
Gesamtlänge	5,28	7,79	8,47	16,66	9,86	7,39	14,47	4,15	8,47	8,47
Hauptstück und Uebergangsstück	3,13	2,62	3,54	10,00	5,08	3,85	9,85	2,46	5,85	5,40
Schleifenstück	0,77	1,70	1,70	2,00	1,24	0,62	1,38	0,62	1,54	1,38
Bewimperter Teil	0,23	1,07	1,07	1,33	0,62	0,31	0,46	0,15	—	—
Dicker, heller Teil	0,54	0,63	0,63	0,67	0,62	0,31	0,92	0,47	—	—
Schaltstück	0,92	0,77	0,92	2,22	2,00	1,38	2,62	0,85	0,77	0,77
Init. Sammelrohr	0,46	1,70	2,31	2,44	1,54	1,54	0,62	0,23	0,31	0,92

Tabelle V.

Dicke der Harnkanälchen der Reptilien.

	Lacerta	Anguis ♀	Coronella ♀	Pelias ♀	Crocodilus	Testudo	Emys	Platydactylus ♂
Malpighisches Körperchen	54×77	92×108	144×166	70×123	77×108	216×140	70×77	108×100
Hals	38	15	33	15	31	54	15	23
Hauptstück	62—92	77—107	88—130	38—76	70—100	108—140	46—70	62—100
Wimperteil	23	15—31	44	23	23	31	15	30
Dicker, heller Teil	38	38—46	66	38	31	54—77	38	46
Schaltstück	38	31—46	66	38	38—46	38—62	31—46	30—38
Init. Sammelrohr	80	62—100	88	46	62—77	92	31	123

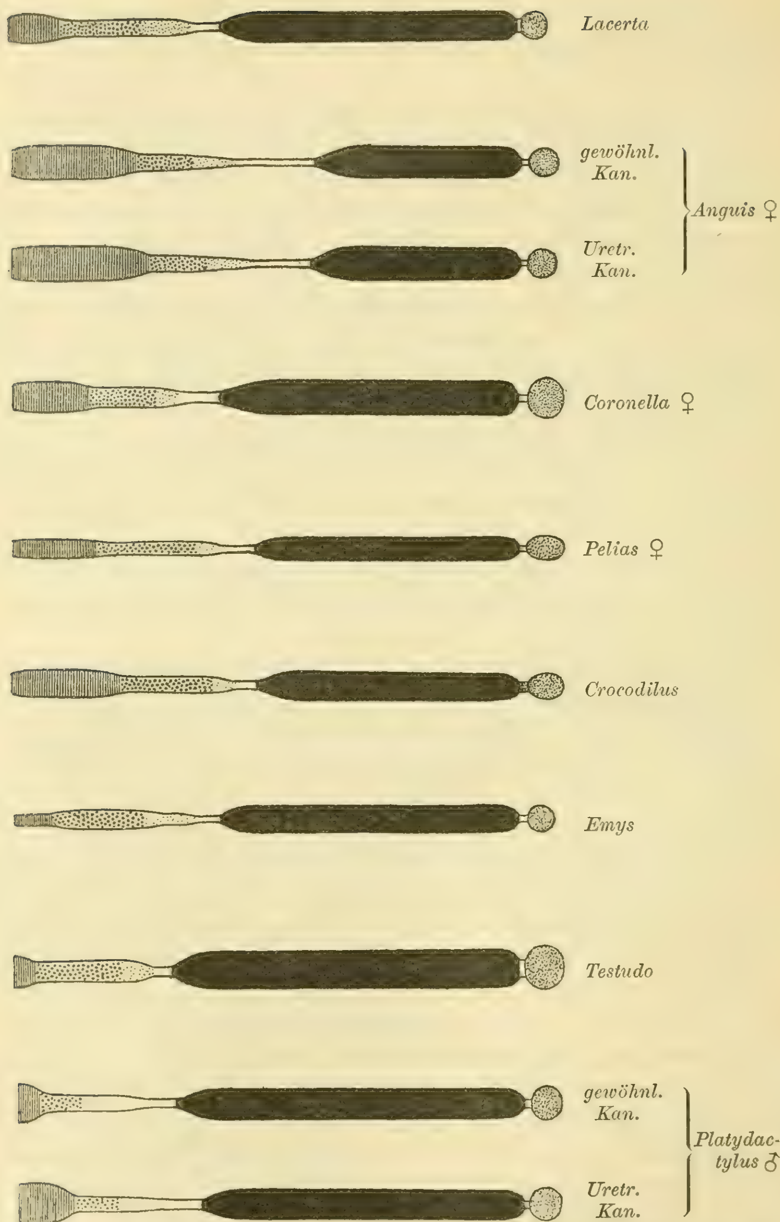
Testudo hat also bei weitem die dicksten Kanälchen und Coronella die längsten. Auch die Glomeruli sind bei Testudo am größten.

Immerhin sind diese Tabellen mehr oder weniger willkürlich, da es ja nur vom Zufall abhängt, ob man gerade eines von den größten Kanälchen zu Gesichte bekommt oder nicht. Sobald wir jedoch die absoluten Werte in relative umwandeln, wenn wir also das Verhältnis der Länge der einzelnen Abschnitte zu der Gesamtlänge des Kanälchens berechnen, so ergeben sich für jede Species fixe Zahlen, die für Kanälchen aller Größen Geltung haben. Ich maß eine Anzahl von Kanälchen aus allen Nierenregionen und bekam bei der Eidechse z. B. für die relative Länge des Hauptstückes samt dem Uebergangsstück (bezogen auf die Gesamtlänge des Kanälchens) stets die Zahl 0,57, für Anguis 0,40, für Testudo 0,70 usw. Diese Proportionen gelten aber nicht im gleichen Sinne für die Dickendimensionen; wohl sind die kleineren Kanälchen und die Zwergkanälchen bedeutend dünner als die großen, doch von einer bestimmten Größe an nimmt die Dicke des Kanälchens nur noch sehr wenig zu, die Zahlen der Tab. V sind also nahezu konstant für jede Species.

Um eine Vergleichung der Dimensionen der Harnkanälchen verschiedener Species zu erleichtern, habe ich das in Textfig. 41 abgebildete Schema konstruiert. Die Länge der einzelnen Abschnitte ist bei sämtlichen Kanälchen auf die gleiche Gesamtlänge umgerechnet worden. Die Dicke hingegen ist ihrem absoluten Wert nach eingetragen, auch die Malpighischen Körperchen sind alle bei der gleichen Vergrößerung dargestellt.

Relativ das längste Hauptstück haben, wie uns das Schema zeigt, die Schildkröten, vor allem Testudo. Nahezu das gleiche Verhalten können wir beim Gecko wahrnehmen. Etwas kürzer als beim Gecko ist das Hauptstück bei der Eidechse und noch kürzer bei den Schlangen. Daß die Blindschleiche relativ die kürzesten Hauptstücke hat, dürfte auf die besondere Länge des initialen Sammelrohres zurückzuführen sein; ohne das initiale Sammelrohr ergibt sich nämlich für die relative Länge des Hauptstückes der Blindschleiche der Wert 0,57, der dem relativen Wert der Länge des Hauptstückes der Eidechse, der ohne Miteinbeziehung des initialen Sammelrohres 0,62 beträgt, sehr nahe kommt.

Sonderbar ist das Verhältnis der gewöhnlichen Kanälchen zu den uretralen Kanälchen: bei der Blindschleiche verlängert sich bei den uretralen Kanälchen das Sammelrohr auf Kosten des



Textfig. 41. Schema der Verteilung der einzelnen Abschnitte der Reptilienharnkanälchen. Die Kanälchen sind alle auf die gleiche Länge reduziert, die Dicke entpricht einer Vergrößerung von 44 : 1. Hauptstück und Uebergangsstück schwarz, bewimperter Teil des Schleifenstückes weiß, unbewimperter Teil fein punktiert, Schaltstück grob punktiert, initiales Sammelrohr schraffiert.

Schleifenstückes, beim Gecko hingegen auf Kosten des Hauptstückes.

Was die Zahl sämtlicher Kanälchen einer Niere anlangt, so können wir bei Reptilien viel zuverlässigere Berechnungen anstellen als bei den Säugetieren. Besonders bei den langgestreckten Nieren sind die Kanälchen leicht zu zählen. So finden wir auf dem in Fig. 29 (Taf. 5) abgebildeten Sammelgangbäumchen eines Lappens der Kreuzotterniere 1050 initiale Sammelröhrchen. Nachdem diese Niere durchschnittlich ca. 15 Lappen hat, so ergibt sich für das ganze Organ die Zahl von rund 15000 Kanälchen. Für die Blindschleichenniere gilt, da sie ca. 30 Lappen hat und jedes Bäumchen ca. 200 Kanälchen, die Zahl von 6000 Tubuli. Noch weniger Kanälchen finden wir beim Gecko. Die Durchschnittszahl für ein Läppchen beträgt hier nur 50. Nachdem ca. 30 Läppchen vorhanden sind, ergäbe sich für die gelappte Niere die Zahl von 1500 Kanälchen. Hierzu kommen noch ca. 100 Stück uretrale Kanälchen, mithin wäre also die Gesamtzahl der Kanälchen einer Geckoniere 1600.

III. Vergleichende Betrachtungen über die Nieren der Reptilien.

Die große Mannigfaltigkeit, welche sich in der Ausbildung der Reptiliennieren darbietet, schwindet mehr und mehr, wenn wir unser Augenmerk auf die kleinsten Elemente richten: der histologische Aufbau der Kanälchen zeigt, wie wir uns in den vorhergehenden Kapiteln überzeugen konnten, bei allen Reptilien den gleichen Typus; es mögen geringe Unterschiede in cytologischer Hinsicht vorhanden sein, die einzelnen Epithelien sind immerhin so prägnant charakterisiert, daß es wohl nicht nötig ist, eine Homologisierung der gleichnamigen Kanälchenabschnitte noch näher zu begründen.

Nur das letzte Stück des Kanälchens dürfte vielleicht einige Bedenken erregen. Ich bezeichnete diesen Abschnitt in Anlehnung an die Nomenklatur Peters als initiales Sammelrohr und ich wollte damit andeuten, daß wir diesen Abschnitt nicht als dem eigentlichen Kanälchen voll und ganz angehörend betrachten dürfen, sondern als einen Teil des Sammelgangsystems. Wie ich schon erwähnte, erblicken Regaud und Policard (37) in diesem Tubulusstück der Schlangenniere einen Teil des eigentlichen Kanälchens,

sie meinen, es hätte die gleiche Lage wie das Schaltstück der Säugetiere, bemerken aber richtig, daß „il en diffère complètement a tous autres égards“. TRIBONDEAU (53) versucht auch eine Homologisierung mit dem Schaltstück und R. HEIDENHAIN (12) hat sich schon früher ähnlich geäußert. Wie ich oben angeführt habe, gleicht dieser Abschnitt bei Schildkröten und Krokodilen in bezug auf sein Epithel vollkommen den Schleimzellen der Sammelgänge, auch beim Platydactylus ist dies der Fall. Bei der Eidechse fanden wir an dieser Stelle etwas höhere Schleimzellen als in den Sammelgängen. Bei Anguis und bei den Schlangen zeigt dagegen dieser Abschnitt sexuelle Differenzierungen, indem beim Männchen ein hohes helles Epithel, „à sécrétion granuleuse“ (REGAUD und POLICARD), auftritt. Beim Platydactylus fanden wir nun auch eine derartige Differenzierung, aber nicht in diesem Abschnitt, sondern in dem untersten Teil der Sammelgänge. Ferner zeigen bei den Eidechsen und Schlangen unentwickelte Kanälchen in ihrem distalen Abschnitt noch das gleiche Epithel wie die Sammelgänge. Diese Tatsachen lassen nur die Deutung zu, daß das Substrat, aus dem sich diese Differenzierungen entwickelt haben, ursprünglich ein einheitliches Schleimepithel war, wie wir es noch heute bei den Schildkröten und Krokodilen in beiden Partien antreffen, daß also mein „initiales Sammelrohr“ als ein Abschnitt der Sammelgänge aufzufassen ist.

Hiermit stimmt auch das im vorigen Kapitel erwähnte Verhalten des initialen Sammelrohres bei der Blindschleiche überein, wo es sich unabhängig von den für die nahe verwandte Eidechse gültigen Proportionen der proximalen Kanälchenstücke entfaltet.

Als eine Eigentümlichkeit der Reptilienniere haben wir den Befund kennen gelernt, daß bei sämtlichen Reptilien an den Scheiteln der Läppchen embryonales Gewebe mit Zwergkanälchen, die „neogenen Bezirke“, wie ich diese Bildungen bezeichne, vorkommen. Die Reptilienniere wächst also im Gegensatz zu der Niere höherer Säugetiere auch nach der Geburt noch durch Neubildung von Kanälchen. Es ist nun die Frage, ob die embryonale Zone zeitlebens persistiert, oder ob sie, nachdem die Tiere eine bestimmte Größe erreicht haben, allmählich verschwindet. Ich glaube mich für den ersteren Fall entscheiden zu müssen. Die Reptilien, welche ich untersuchte, waren, mit Ausnahme des Krokodils, alles sehr große Tiere. Eine Ringelnatter erreichte die Länge von 120 cm, und die Coronella, von der Textfig. 20 stammt, war 80 cm lang, alles nahezu die maximalen Maße, die für diese

Formen angegeben werden; auch unter den Eidechsen, die man mir öfters zum Kaufe anbot, suchte ich stets die größten Exemplare aus, und es fanden sich bei allen neogene Bezirke in der Niere. Diese Befunde werden uns vielleicht verständlicher, wenn wir bedenken, daß es manche Reptilien gibt, die eigentlich nie aufhören zu wachsen. So wachsen z. B. Krokodile selbst im hohen Alter noch weiter. Man könnte vielleicht das Wachstum der Reptilien mit einer fallenden geometrischen Progression vergleichen, deren Summe ja einen endlichen Wert hat trotz der unendlichen Zahl ihrer Glieder. Unter dieser Annahme wäre es verständlich, daß in der Niere die neogenen Bezirke zeitlebens persistieren.

Man könnte bei Erwägung dieser Momente noch auf einen anderen Gedanken kommen, nämlich, daß es vielleicht in der Reptilienniere einen steten Wechsel der Kanälchen geben könnte, indem die untersten Kanälchen allmählich degenerieren und absorbiert werden, während an den Enden der Läppchen neue entstehen. Es sind nämlich aus der Nierenentwickelung der Säugetiere einige solche Befunde bekannt. Nach Chievitz (4) werden beim Seehund während der Embryonalentwickelung die sogenannten Riesenglomeruli rückgebildet. Schon früher beobachtete Emery (6) bei Ziegen- und Katzenembryonen Degenerationserscheinungen bei normalen Harnkanälchen der untersten Schicht. Diese Behauptungen werden allerdings von Janošík (19) angezweifelt. Immerhin ließen vielleicht diese Angaben den Gedanken aufkommen, es könnte ein derartiger Vorgang bei Reptilien sich zeitlebens wiederholen, nachdem ja hier die neogene Zone persistiert. Ich untersuchte eine Anzahl von Präparaten daraufhin, es war jedoch keine Spur von irgendwelchen Degenerationserscheinungen an den größeren Kanälchen zu finden.

Während wir in bezug auf den histologischen Bau der Kanälchen eine große Uebereinstimmung bei sämtlichen Reptilien feststellen konnten, gilt dies nicht in gleicher Weise von den Aufknäuelungsformen der Kanälchen. Wir können in dieser Hinsicht zwei Grundtypen unterscheiden: einen Schildkröten- und einen Eidechsentypus. Der erstere (vergl. etwa Fig. 35 u. 38, Taf. 7) wird dadurch charakterisiert, daß die Schleife des Hauptstückes einen rückläufigen Bogen bildet, das Schleifenstück einen gestreckten Verlauf hat, ferner daß der Knäuel am Sammelgang transversal gelagert ist. Beim Eidechsentypus (vergl. das Schema Fig. 50, Taf. 9) dagegen bildet das Hauptstück eine einfache große Schleife und das Schleifenstück mit seinem bewimperten Teil eine kleinere,

ferner beschreibt das Schaltstück eine große Arkade; das längliche Konvolut sitzt dem Sammelgang mit seiner Basis auf. Während der Schildkrötentypus außer bei den Schildkröten noch beim Gecko zur Beobachtung kommt, ist der Eidechsentypus mit kleinen Modifikationen bei allen anderen von mir untersuchten Formen vertreten.

Diesen Knäuelformen, die ja ein so konservatives Verhalten in ihren Windungen zeigen, dürfen wir, glaube ich, einen morphologischen Wert nicht absprechen. Besonders überraschend ist es, daß wir beim Gecko, vor allem bei den uretralen Kanälchen, jede Windung und Schleife der Harnkanälchen von Testudo wiedergefunden haben. Es dürfte dies wohl ein Hinweis auf eine nähere Verwandtschaft beider Formen sein. Nachdem die Askalaboten, die am niedrigsten stehenden Saurier sind, glaube ich, daß die Knäuelform der Askalaboten als die primitive zu gelten hat und die Eidechsenform als eine davon abgeleitete.

Wie eine derartige Ableitung zu denken wäre, dürfte uns vielleicht die Konvolutform von Emys begreiflich machen. Während die Kanälchen von Testudo paratangential stehen, haben die Kanälchen von Emys eine zur Oberfläche senkrechte Stellung. Man könnte hier jedenfalls zunächst die Frage aufwerfen, welche Stellung ursprünglicher ist. Nachdem die Uebereinstimmung der Platydactylus- und der Testudokonvolute eine so weitgehende ist, glaube ich wohl berechtigt zu sein, die Lagerung der Kanälchen von Testudo als die primitivere aufzufassen. Dafür spricht weiterhin der Befund, daß die Testudoniere bedeutend weniger Kanälchen hat als die Emysniere, deren Tubuli sehr klein sind und äußerst dicht beisammenstehen, was wohl als ein abgeleiteter Zustand gelten dürfte. In dieser Vermehrung der Kanälchen bei Emys könnte man vielleicht einen Faktor erblicken, der bei der Umordnung der Konvolute in die zur Peripherie senkrechte Lage mitbestimmend war; denn es ist klar, daß viel mehr Kanälchen in einem Nierenläppchen untergebracht werden können, wenn sich die Knäuel mit ihren Längsachsen senkrecht zur Peripherie stellen; der Innenraum der Läppchen kann dann bedeutend kleiner sein und die Kanälchen können ferner viel dichter angeordnet werden. Solche Momente mögen auch bei der Entwickelung der Knäuel vom Eidechsentypus in Betracht gekommen sein. Würde an dem in Fig. 37 (Taf. 7) dargestellten Emyskanälchen der Sammelgang weiter gegen die Peripherie (im Bilde also nach unten) rücken, was ja für eine Raumersparnis gleichfalls von Bedeutung sein

dürfte, so wäre in vielen Beziehungen der Zustand, den uns die Eidechsenknäuel darbieten, erreicht. Durch welche Einflüsse allerdings der rückläufige Bogen an der unteren Umbiegung des Hauptstückes zum Verschwinden gebracht wurde und warum sich bei den verschiedensten Modifikationen des Eidechsentypus im Schleifenstück stets eine Schleife ausbildet, dürfte sich wohl einer Beurteilung entziehen.

Die verschiedenen Formen der Konvolute der Blindschleiche, der Schlangen und der Krokodile lassen sich ungezwungen von dem einfachen Knäuel der Eidechse ableiten. Alle diese Modifikationen dürften durch ein Wachstum der Kanälchen in die Länge zu erklären sein. Bei der Blindschleiche haben sich hierbei einzelne Schleifen verdoppelt, bei den Schlangen sind mehrere Seitenwindungen entstanden und beim Krokodil hat bei gestrecktem Verlauf des Kanälchens die Höhe des Konvolutes zugenommen.

Auch in der Architektur der Niere zeigen die verschiedenen Reptiliengruppen die gleichen Beziehungen wie in der Form ihrer Konvolute.

Die Nieren mit paratangentialen Knäueln haben eine konvergente Anordnung der Sammelgangstämme, während bei den Formen mit Eidechsenkonvoluten die Sammelgangbäumchen serial am Ureter disloziert sind. Die Geckoniere kann als Ausgangspunkt für beide Typen angesehen werden.

Denken wir uns bei der Geckoniere die Lobuli eines Querschnittes zu einem größeren Lobus verschmolzen, so hätten wir eine ähnliche Lappenanordnung wie bei Lacerta. Eine derartige Verschmelzung der Lobuli könnte man vielleicht in Beziehung bringen zu einer Vermehrung der Kanälchen und gleichzeitiger Umordnung in die zur Peripherie senkrechte Lage. Ein Lobulus, wie der, dessen Sammelgänge in Fig. 48 (Taf. 8) dargestellt sind, könnte keine hohen schmalen senkrecht gestellten Konvolute haben, oder es müßten Spalten zwischen den Nierenscheibchen vorhanden sein; bei einem Zusammenrücken der Nierenscheibchen müßte aber in einer Richtung, sei es in querer oder sagittaler, der Lappenzusammenhang aufgegeben werden. Bei einer senkrechten Stellung der Knäuel ist eine konvergente Anordnung der Lobi schwer denkbar, denn in diesem Falle müßten die tiefsten Konvolute bedeutend niedriger sein als die hochgelegenen. Vielleicht wäre dies ein Faktor, der bei der Ausbildung des intrarenalen Ureters mitbestimmend war. Die weitere Umformung der Niere, wie wir sie bei der Blindschleiche und bei den Schlangen antreffen, dürfte

wohl mit der Streckung des Körpers in die Länge und der infolgedessen notwendigen Abplattung der Organe im Zusammenhange stehen. Auf die spezielle Ausbildung der Schlangenniere bin ich schon im beschreibenden Teil eingegangen.

Dafür, daß bei der phylogenetischen Entwickelung der Niere eine Vermehrung der Kanälchen stattgefunden haben dürfte, sprechen auch die oben angeführten Berechnungen über die Zahl der Kanälchen einer Niere; während wir beim Gecko rund 1600 Kanälchen gezählt haben, fanden wir bei Schlangen die 10-fache Anzahl.

Was nun die beim Gecko und bei der Blindschleiche vorkommende Seitenniere anlangt, so dürfte dies wohl ein sehr primitiver Zustand sein, denn eine direkte Kommunikation der Kanälchen mit dem Ureter ohne Vermittlung von Sammelgängen ist jedenfalls der Ausbildung der letzteren vorausgegangen. Dementsprechend findet sich bei den höheren Reptilien diese Bildung nicht mehr.

Ueber die phylogenetische Entstehung der Krokodilniere sind wir wohl kaum imstande, eine Vermutung zu äußern. Die Krokodile stehen ja im System so vereinsamt da, daß uns die von Sauriern so abweichende Form ihrer Niere nicht zu verwundern braucht. Jedenfalls aber dürften die Krokodile, dem Baue ihrer Konvolute nach zu urteilen, einer anderen Entwickelungsrichtung der Reptilien angehören als die Schildkröten. Vielleicht könnte man die Tatsache, daß sowohl beim Gecko als auch bei der Eidechse der vorderste Nierenlappen bei weitem der größte ist, für eine phylogenetische Ableitung der Krokodilniere verwerten, in dem Sinne, daß sich bei Krokodilen dieser Lappen noch mächtiger entfaltet hat, während die hinteren Lappen rückgebildet wurden.

Die Schildkrötenniere dürfte einer anderen Ausbildungsform des Nierentypus der Geckonen entsprechen. Würde beim Gecko eine Vermehrung der Kanälchen eintreten, ohne daß ihre paratangentiale Lage aufgegeben wird, so dürfte infolge des immer dichter werdenden Gefüges der Lappenzusammenhang in bestimmten Richtungen mehr und mehr schwinden, die konvergente Anordnung könnte jedoch beibehalten werden. Aehnlich dürfte vielleicht der Weg gewesen sein, den die Entwickelung der Schildkrötenniere genommen hat. Als ein weiterer Faktor hat wohl noch die Verkürzung und stärkere Wölbung des Körpers mitgewirkt, so daß dadurch die Niere mehr und mehr eine kompakte rundliche Form bekommen hat.

Was nun eine Ableitung der Geckonenniere von niedriger entwickelten Nierenformen anlangt, so finden sich keine direkten Anknüpfungspunkte, indem ja in der Amphibienniere ein Organ vorliegt, das in ontogenetischer Beziehung anderer Herkunft ist als die Reptilienniere. Immerhin ist es interessant, daß das Konvolut von Rana esculenta, wie wir es aus den Untersuchungen M. NUSSBAUMS (30) kennen, viel Aehnlichkeit mit den Konvoluten vom Platydactylus hat. Es ist eine rückläufige Schlinge im Bogen des dicken Teiles ausgebildet, ferner hat der dünne Teil einen gestreckten Verlauf, ohne eine Schleife zu bilden.

IV. Beziehungen der Reptilienniere zu der Niere der Säugetiere.

Eine Homologisierung der einzelnen Abschnitte der Reptiliennierenkanälchen mit den Harnkanälchen der Säugetiere ist schon oft versucht worden, nahezu in jeder Arbeit über den feineren Bau der Niere finden sich solche Vergleiche. Wie ich der Arbeit von REGAUD und POLICARD (37) entnehme, hat TRIBONDEAU (52, 53) neuerdings versucht, die Harnkanälchen der Schlangen mit denen der Säugetiere zu homologisieren, leider sind mir seine Arbeiten nicht zugänglich. REGAUD und POLICARD (37) äußern sich darüber in dem Sinne, daß man für den Hals bei den Säugetieren keine Homologa hat, hingegen entspreche das „segment à bordure striée“ dem Tubulus contortus der Säugetiere, das „segment grêle“ der HENLEschen Schleife, und das „segment sexuel“ vergleichen sie, wie schon oben erwähnt, mit dem Schaltstück.

Bei einer Homologisierung der Reptilienharnkanälchen mit den Säugerkanälchen müssen wir berücksichtigen, daß man sich hierbei viel mehr an morphologische Merkmale zu halten hat als an histophysiologische, denn die Funktion beider Organe ist ja bekanntlich nicht die gleiche, die Reptilien scheiden Harnsäure aus und die Säugetiere Harnstoff. Zwei Punkte der Kanälchen der Säuger und der Reptilien dürfen wohl mit ziemlicher Sicherheit als homolog betrachtet werden: das MALPIGHIsche Körperchen und die Anlagerungsstelle des distalen Kanälchenabschnittes an die Kapsel. Diese Anlagerung findet, wie PETER (34) zeigte, bei allen von ihm untersuchten Säugetieren an der gleichen Stelle statt, eine kurze Strecke proximal von dem Uebergange des dicken, hellen Teiles in das Schaltstück. Das gleiche fanden wir auch bei Echidna. Diese Anlagerung erfolgt, wie aus den Untersuchungen GOLGIS (9), HAM-

BURGERS (11), STOERKS (49) und HUBERS (13) hervorgeht, schon bei der ersten Anlage des Kanälchens. Auch bei Zwergkanälchen der Reptilien, die noch sehr ähnlich den Anlagen der Säugetierkanälchen waren, fand ich stets eine solche Anlagerung.

Auf den Glomerulus folgt bei Reptilien zunächst der Hals. Ein solcher ist bei Säugetieren in dieser Ausdehnung nicht vorhanden, immerhin glaube ich, daß die Zellen, die den Uebergang von dem Kapselepithel zum Hauptstück darstellen (vergl. Textfig. 3) den Halszellen der Reptilien entsprechen dürften, die ja beim Krokodil gleichfalls unbewimpert sind. Daß der Teil, den ich als Hauptstück bezeichne, mit dem Hauptstück der Säugerkanälchen homolog ist, geht sowohl aus seiner Lage wie auch aus seinem Bau ohne weiteres hervor. Wenn wir nun zu der Anlagerungsstelle des Kanälchens an die Kapsel übergehen, so finden wir distal davon bei Reptilien den Abschnitt, den ich als Schaltstück bezeichne und der also eine ähnliche Lage hat wie das Schaltstück bei den Säugetieren; bei beiderlei Formen knäuelt sich dieses Stück mehr oder weniger auf. Dies alles dürfte wohl sehr dafür sprechen, daß es sich hier um homologe Bildungen handelt. Mit dem gleichen Rechte dürfen wir auch den proximal von der Anlagerungsstelle gelegenen Teil der beiden Gruppen homologisieren. Es wäre dies das Schleifenstück bei Reptilien, die Teile der HENLEschen Schleife bei Säugetieren. Der Lage nach würde der bewimperte Teil dem hellen, dünnen Teil entsprechen, der unbewimperte dem hellen, dicken Teil. Daß der erstere Wimpern hat, ist nicht von Belang, denn wir sahen ja, daß bei Krokodilen das Halsepithel auch wimpernlos geworden ist. Ein Homologon des trüben, dicken Teiles dürfte bei Reptilien nicht vorkommen, dieser Teil wäre also eine spezielle Erwerbung der Säugetierniere. Was das Uebergangsstück anlangt, so dürfte es vielleicht dem untersten Teil der Pars recta der Säugetiere entsprechen; an der Grenze zwischen Hauptstück und dünnem Teil fand PETER (34) beim Schaf eine kurze Strecke, wo Zellen des Hauptstückes mit den niedrigen Zellen des dünnen Teiles abwechselten, ähnlich wie beim Uebergangsstück der Reptilien Hauptstückzellen und Wimperzellen nebeneinander vorkommen.

Bemerkenswert ist ein Vergleich der Dimensionen der Säugetier- und der Reptilienkanälchen, insbesondere der Dickendimensionen. Bei Echidna ist es uns aufgefallen, daß das Nierenkörperchen kaum einen größeren Durchmesser erreicht als das Hauptstück, während bei den höheren Säugetieren der Durchmesser

der Kapsel meistens den dreifachen Wert des Durchmessers des Hauptstückes ausmacht. Beim Kaninchen und beim Menschen ist das Verhältnis beider Durchmesser 3:1, beim Schwein nahezu 4:1, bei Echidna 1,56:1, beim Gecko 1,25:1. Die Echidna nähert sich also in dieser Beziehung mehr den Reptilien als den Placentalien. Das gilt auch für den absoluten Wert der Dicke des Hauptstückes: für den Menschen gibt PETER den Wert von 57 μ an, für das Schwein im Durchschnitt 60 μ, für Echidna fanden wir für den proximalen Teil 92 μ, für Platydactylus 62 bis 100 μ, für Testudo 108—140 μ. Also auch in dieser Beziehung zeigt Echidna Anklänge an die Verhältnisse bei Reptilien.

Die Formen der Konvolute bei Säugetieren und bei Reptilien besitzen hingegen nur wenig gemeinsame Merkmale. Der Hauptunterschied besteht darin, daß bei Säugetieren die HENLEsche Schleife zur Ausbildung gelangt, bei Reptilien jedoch nicht. Wir haben zwar gesehen, daß das Schleifenstück bei Konvoluten vom Eidechsentypus eine kleine Schleife bildet; diese Schleife wird nun von Autoren mit Vorliebe als die „HENLEsche" angesprochen. Eine solche Homologisierung scheint mir nicht ganz einwandfrei zu sein, da ja die Bestandteile der Säugetierschleife doch wesentlich andere Differenzierungen zeigen; ferner findet gerade bei Echidna die Umbiegung an einer Stelle statt, die den Reptilien überhaupt fehlt. Es scheint außerdem, wie wir weiter unten sehen werden, daß wir die Säugetierniere von einer Reptilienniere mit transversalen Kanälchen abzuleiten haben, daß also beiderlei Schleifen wahrscheinlich unabhängig voneinander entstanden sein dürften. Am ehesten könnte noch ein kompakter Knäuel, wie der in Fig. 44 a (Taf. 8) abgebildete Knäuel vom Platydactylus, mit einem Säugetierkonvolut verglichen werden; wenigstens die Aufknäuelung des Hauptstückes ist hier ähnlich.

Was nun die neogene Zone der Reptilienniere anlangt, so ist es sicher überraschend, daß wir bei Echidna gleichfalls auf diese Bildung gestoßen sind, die bei höheren Säugetieren nur noch in der Embryonalzeit zu beobachten ist. Es ist dies wohl das bemerkenswerteste „Reptilienmerkmal" der Echidnaniere. In dieser Beziehung nimmt die Echidna wirklich eine Mittelstellung zwischen den Säugetieren und Reptilien ein. Dieser Befund ist ferner ein Hinweis, daß bei der Säugetierniere die Peripherie den Läppchenscheiteln der Reptilienniere, wo ja das neogene Gewebe vorkommt, entspricht.

Die Architektur der Säugetierniere unterscheidet sich von dem Bauplan der Reptilienniere vor allem dadurch, daß dort eine so scharfe Scheidung in Rinde und Mark ausgesprochen ist, welche wiederum in der Anordnung der Kanälchen an den Sammelgängen ihren Grund hat: während die Sammelgänge bei Säugetieren nur an ihrem peripheren Ende Kanälchen aufnehmen, finden wir bei Reptilien die Sammelgänge von oben bis unten mit Kanälchen besetzt.

Wollen wir versuchen, uns eine Vorstellung von der Phylogenese der Säugetierniere zu bilden, so kann es nur eine vergleichende Betrachtung des Baues der Nieren sein, die uns hier einige Anhaltspunkte gewähren kann, denn die ontogenetischen Tatsachen lassen uns in dieser Beziehung, so gut sie bekannt sein mögen, vollkommen im Stich; man kann sich eben kein phylogenetisches Stadium vorstellen, wo die Niere aus blindendigenden Ureterverzweigungen und weit davon entfernten Kanälchenanlagen bestehen würde; die embryologischen Begriffe von Ur- und Nachniere nützen uns hier nichts, denn es kann die Umbildung der Nieren in der Phylogenese nur eine allmähliche gewesen sein.

Suchen wir nun in dieser Beziehung bei den Reptilien, auf welche ja die Verhältnisse bei Echidna hinweisen, Anknüpfungspunkte, so ist es jedenfalls die Geckoniere, die noch am ehesten mit der Säugetierniere zu vergleichen wäre, es ist ja dort bereits eine Scheidung in Rinde und Mark vorhanden, in welch letzterem die Sammelgänge konvergent angeordnet sind. Bei der Entwickelung der Säugetierniere aus den niederen Nierenformen dürften zwei Momente eine besondere Rolle gespielt haben, die Vermehrung der Kanälchen und das Auswachsen des Schleifenstückes zu der Henleschen Schleife. Würden diese beiden Momente bei einer Geckoniere in Wirkung treten, so müßte eine Verdichtung der Rinde erfolgen, andererseits müßten sich die im Mark verlaufenden kanälchenfreien Teile der Sammelgänge infolge des Auswachsens der Schleifen mehr und mehr verlängern. Die Verdichtung der Rinde würde allmählich zu einem Aufgeben des Lappenzusammenhanges führen, es würden in einem Querschnitt der Rinde dann Partien von Sammelgängen mit Partien von Konvoluten und Malpighischen Körperchen abwechseln, die ersteren wären auf die Lappengrenzen, die letzteren auf das Lappeninnere zurückzuführen. Dies wäre vielleicht eine Möglichkeit, wie man sich die Entstehung der Markstrahlen vorstellen könnte. Die Rinden-

partien zwischen den Markstrahlen würden danach dem Inneren der Reptilienlappen entsprechen und die Markstrahlen den Lappengrenzen. Die Verteilung der Gefäße in der Niere des Gecko scheint mir jedenfalls diesen Ausführungen günstig zu sein; die Arteriae arciformes der Säugetiere wären auf die gleichnamigen Bildungen beim Gecko zurückzuführen, die Arteriae interlobulares der Säuger wären dann homolog den Arteriae intralobulares der Askalaboten.

Diese phylogenetischen Ableitungen aus der Vergleichung des Nierenbaues scheinen also für die Annahme zu sprechen, daß die Vorfahren der Säugetiere mit dem Reptilien nur an der Wurzel zusammenhängen, daß die Sauropsiden und Säuger zwei getrennte Entwickelungsreihen einer gemeinsamen Urform sind.

Möge man diesen hypothetischen Konstruktionen einen Wert beimessen oder nicht, jedenfalls scheint hier eine vergleichende Betrachtung des Nierenbaues der einzige Weg zu sein, auf dem man wenigstens zu einigen Anhaltspunkten für ein Verständnis der Genese dieser so hochkomplizierten Organe gelangen kann.

Literaturübersicht.

Die mit * bezeichneten Arbeiten waren mir nicht zugänglich. Ich zitiere sie teils nach dem Zoologischen Jahresbericht, teils nach der Arbeit von Regaud und Policard (37).

1) Bojanus, L. H., Anatome testudinis europaeae, Vilnae 1819—1821.
2) Bowman, W., On the structure and use of the Malpighian bodies of the kidney. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1842.
3) Braun, M., Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arb. a. d. Zoolog. Inst. Würzburg, Bd. IV, 1877/78.
4) Chievitz, J. H, Beobachtungen und Bemerkungen über Säugetiernieren. Arch. f. Anat. u. Entwicklungesch., Suppl. 1897.
5) Disselhorst, R., Der Harnleiter der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Bd. XI, 1894.
6) Emery, C., Recherches embryologiques sur le rein des mammifères. Arch. ital. de Biologie, T. IV, 1883.
7) Gampert, O., Ueber die Niere von Tropidonotus natrix und der Cyprinoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XVI, 1866.
8) Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II, Leipzig 1901.
9) Golgi, C., Annotazioni intorno all'istologia dei reni dell'uomo e di altri mammiferi e sull'istogenesi dei canalicoli oriniferi. Atti R. Accad. dei Lincei, Anno 286, Ser. IV, 1889.
10) Günther, A., Contribution to the anatomy of Hatteria. Phil. Transact. Roy. Soc. London, 1867.
11) Hamburger, O., Ueber die Entwicklung der Säugetierniere. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Suppl. 1890.
12) Heidenhain, R., Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. X, 1874.
13) Huber, G. C., On the development and shape of uriniferous tubules of certain of the higher mammals. Americ. Journ. of Anat., Vol. IV, Suppl. 1905.
14) Hüfner, C. G., Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie der Harnkanälchen. Inaug.-Diss. Leipzig, 1866.
15) Huschke, Ueber die Textur der Nieren. Isis, Bd. XXI, 1828.
16) Hyrtl, Das Nierenbecken der Säugetiere und des Menschen. Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss., Math.-naturwiss. Klasse, Bd. XXXI, Wien 1872.
17) Jacquart, Mémoire sur les Organes de la circulation chez le serpent Python. Ann. de sciences nat., 4. Sér., T. IV, 1855.
18) — Sur plusieurs points du système veineux abdominal du Caiman à museau de brochet (Alligator lucius). Ibid., T. IX, 1885.
1858

19) Janošik, J., Ueber die Entwicklung der Nachniere (Metanephros) bei den Amnioten. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch., 1907.

20) Keibel, Zur Entwicklungsgeschichte des Urogenitalapparates von Echidna aculeata var. typica. Zoolog. Forschungsreisen in Australien von R. Semon, Bd. 3, Jena 1904—1908.

21) Kölliker, A., Ueber Flimmerbewegungen in Primordialnieren. Müllers Arch., 1845.

22) Külz, L., Untersuchungen über das postfötale Wachstum der menschlichen Niere. Inaug.-Diss. Kiel, 1899.

23) Leydig, F., Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1853.

24) — Lehrbuch der Histologie, Frankfurt a. M. 1857.

25) Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

26) Michalkovics, G. v., Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. II, 1885.

28) Müller, Joh., De glandularum secernentium structura penitiori earumque prima formatione. Lipsiae 1830.

29) Nicolai, A. H., Untersuchungen über den Verlauf und die Verteilung der Venen bei einigen Vögeln, Amphibien und Fischen, besonders die Venen der Nieren betreffend. Isis, 1826.

30) Nussbaum, M., Ueber den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. 5. Mitteilung. Zur Kenntnis der Nierenorgane. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVII, 1886.

31) Osawa, G., Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata. Ibid. Bd. XLIX, 1897.

32) Owen, R., On the anatomy of vertebrates. Vol. I. London 1866.

32) Peter, K., Ueber die Nierenkanälchen des Menschen und einiger Säugetiere. Anat. Anz., Erg.-Heft zu Bd. XXX, 1907.

34) — Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Niere. Heft 1. Die Nierenkanälchen des Menschen und einiger Säugetiere. Jena 1909.

35) Rathke, H., Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.

*36) Regaud, Cl., und Policard, A., Les segments à cellules vibratiles du tube urinifère des ophidiens. Bibliogr. Anat., Vol. XI, 1902.

37) — — Recherches sur la structure du rein de quelques ophidiens. Arch. d'Anat. micr., Bd. VI, 1903.

*38) — — Variations sexuelles de structure dans le segment préterminal du tube urinifère de quelques ophidiens. C. R. de la Soc. de Biologie Paris, Vol. LV, 1903.

*39) — — Sur les variations sexuelles de structure dans le rein des reptiles. Ibid., T. LV, 1903.

40) Remak, Ueber Wimperbewegungen in den Kanälchen des Wolffschen Körpers der Eidechsenembryonen. Frorieps neue Notizen, Bd. XXXVI, 1845.

41) Roth, M., Untersuchungen über die Drüsensubstanz der Niere. Diss. Bern, 1864.
42) Schimkewitsch, W., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Uebers. a. d. Russ. Stuttgart 1910.
43) Schlemm, F., Anatomische Beschreibung des Blutgefäßsystems der Schlangen. Treviranus, Zeitschr. f. Physiol., Bd. II, 1827.
44) Schreiner, K. E., Ueber die Entwicklung der Amniotenniere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXI, 1902.
45) Solger, B., Beiträge zur Kenntnis der Niere und besonders der Nierenpigmente niederer Wirbeltiere. Abh. d. naturforsch. Ges. Halle, Bd. XV, 1882.
46) — Zur Kenntnis der Krokodilniere und der Nierenfarbstoffe niederer Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLI, 1885.
47) Standfuss, R., Vergleichend-histologische Studien an den Malpighischen Körperchen der Niere der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXI, 1908.
48) Stannius, H., Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. 2. Aufl. Bd. II, 1854.
49) Stoerk, O., Beitrag zur Kenntnis des Aufbaues der menschlichen Niere. Anat. Hefte, Bd. XXIII, 1904.
50) Szakáll, J., Ueber den Bau des Urogenitalsystems der Krokodile. Inaug.-Diss. Gießen, 1899.
51) Szymonowicz, L., Lehrbuch der Histologie. Würzburg 1901.
*52) Tribondeau, Recherches anatomiques et histologiques sur le rein des ophidiens. Actes de la Soc. Linn. de Bordeaux, 1902.
*53) — Le tube urinifère des Serpents contient trois espèces distinctes d'épithélium sécrétoire. C. R. de la Soc. de Biol., 1902.
*54) — Sur l'histo-chimie des enclaves contenues dans les cellules des tubes contournés du rein, chez la Tortue grecque. Ibid., T. LV, 1903.
55) van Wijhe, J. W., Bijdragen tot de kennis van het Urogenitaalsysteem der Reptilien. Tijdschr. der Nederl. Dierk. Vereenigung, Bd. V, 1881.
56) Wiedersheim, R., Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus mit besonderer Berücksichtigung des Aquaeductus vestibuli der Ascaloboten im allgemeinen. Morph. Jahr., Bd. I, 1876.
57) Zarnik, B., Ueber den feineren Bau der Niere von Echidna. Sitz.-Ber. d. Phys.-Med. Ges. Würzburg, 1909.
58) — Ueber den Bau der Reptilienniere. Ibid.

Erklärung der Tafeln.

Allgemeine Bezeichnungen.

Aarc Arteria arciformis
Ail Arteria intralobularis
Al Arteria lobularis
Ar Arteria renalis
Art Arteria arciformis
Gl Glomerulus
GlN gelappte Niere
H Hals
HD heller dicker Teil der Schleife
HSt Hauptstück
iSR initiales Sammelrohr
M Mark
MK Malpighisches Körperchen
MSt Markstrahl
P Gefäßpol der Kapsel
PsGl Pseudoglomerulus
R Rinde
Rs Rindenschleifen
SG Sammelgang
SN Seitenniere
SlSt Schleifenstück
$SlSt_1$ bewimperter Teil des Schleifenstückes
$SlSt_2$ unbewimperter Teil des Schleifenstückes
SSt Schaltstück
U Ureter
ÜSt Uebergangsstück
V Vena arciformis
Vaf Vas afferens
Vef Vas efferens
Vl Vena lobularis
Vra Vena renalis advehens
Vrr Vena renalis revehens
Zk Zwergkanälchen
ZSt Zwischenstück

Die Grenzen der einzelnen Kanälchenstücke sind teils durch kleine Buchstaben, teils durch eine punktierte Linie beiderseits des Kanälchens angedeutet.

Tafel 1.

Echidna.

Fig. 1. Ein Hauptstück samt Glomerulus auseinandergezogen. Durch a, b und c sind die Grenzen der vier Abschnitte des Hauptstückes angegeben. Vergr. 31:1.

Fig. 2. Zwei hochgelegene Kanälchen samt ihrem Sammelgang. Die Schaltstücke sind aus den Konvoluten herausgezogen worden. Die Buchstaben bezeichnen die Grenzen der Kanälchenabschnitte: Hauptstück, dünner Teil, trüber Teil, heller dicker Teil, Zwischenstück, Schaltstück und initiales Sammelrohr. Vergr. 31:1.

Fig. 3 und 4. Obere Enden von Sammelgängen mit Zwergkanälchen. Vergr. 65:1.

Fig. 5. Sammelgang und Zwergkanälchen von Testudo graeca. Verg. 65:1.

Fig. 6. Vier Stämme von Papillargängen (mit römischen Ziffern bezeichnet). Graphische Rekonstruktion nach einer Schnittserie. Bei a, b und c verzweigen sich die Sammelgänge dreiteilig. Vergr. 57:1.

Fig. 7. Schnitt durch die Rinde und die oberste Markregion. Vergr. 14:1.

Fig. 8. Schnitt durch die oberste Zone der Rinde. Vergr. 250:1.

Fig. 9. Zupfpräparat der obersten Markzone. Weitere Erklärung im Text. Verg. 31:1.

Tafel 2.

Fig. 10. Schema der Nierenkanälchen von Echidna. Die Rinde ist durch feine Punktierung angedeutet. Es sind dargestellt: eine lange Schleife, eine Rindenschleife, Zwergkanälchen und eine kurze Schleife. Malpighische Körperchen sind schwarz, erster Abschnitt des Hauptstückes grob punktiert, zweiter und dritter Abschnitt fein punktiert, vierter Abschnitt wieder etwas gröber punktiert; dünner heller Teil weiß, trüber dicker Teil sehr fein und dicht punktiert, Schaltstück gefenstert, initiales Sammelrohr und Sammelgänge weiß. Vergr. in die Höhe 11:1, in die Breite 44:1.

Tafel 3.

Lacerta agilis.

Fig. 11. Auseinandergeschlagenes größeres Kanälchen. Vergr. 48:1.

Fig. 12 a und b. Ein Kanälchen aufgeknäuelt und auseinandergeschlagen, samt dem Sammelgang. Vergr. 48:1.

Fig. 13 a—c. a Zwei Kanälchen in situ aufgeknäuelt samt dem Sammelgang, b linkes, c rechtes Kanälchen auseinandergeschlagen. Vergr. 48:1.

Fig. 14. Ein Sammelgang samt den ihm ansitzenden Kanälchen ausgebreitet. Vergr. 43:1.

Fig. 15. Das proximale Ende eines Sammelganges mit zwei Zwergkanälchen. Vergr. 48:1.

Fig. 16. Sammelganggeäste der hinteren Seite eines Lappens. Vergr. 36:1.

Fig. 17. Sammelgänge der mittleren Lappen samt dem Ureter. Vergr. 24:1.

Tafel 4.

Anguis fragilis.

Fig. 18 a—c. a Ein Kanälchen der mittleren Partie aufgeknäuelt. Die ventrale und dorsale Nierenperipherie ist durch eine punktierte Linie angedeutet. b Silhouette des Knäuelbaues. c Das gleiche Kanälchen auseinandergeschlagen. Vergr. 48:1.

Fig. 19 und 20. Enden der Sammelgänge mit Zwergkanälchen und Pseudoglomeruli. Vergr. 48:1.

Fig. 21 a—c. a Ein uretrales Kanälchen aufgeknäuelt. Daneben Stummel von abgeschnittenen initialen Sammelrohren. Der Kontur der Niere ist durch eine punktierte Linie angedeutet. b Silhouette davon. c Das gleiche Kanälchen auseinandergeschlagen. Vergr. 48:1.

Fig. 22. Zwei Sammelgänge mit Stummeln von abgeschnittenen initialen Sammelrohren. Vergr. 34:1.

Fig. 23. Sammelgänge zweier Lappen samt dem Ureter in der Ansicht von der Dorsalseite. Vergr. 20:1.

Tafel 5.

Schlangen.

Fig. 24a—c. a Ein Kanälchenkonvolut der Niere von Coronella austriaca ♀. b Silhouette davon. c Das gleiche Kanälchen auseinandergeschlagen, bei durchfallendem Licht. Vergr. 36:1.

Fig. 25a—c. a Zwei Konvolute von Harnkanälchen der Kreuzotter ♀. b Silhouette davon. c Die gleichen Kanälchen ausgebreitet, bei durchfallendem Licht. Vergr. 48:1.

Fig. 26. Ende eines Sammelganges aus der Niere der Kreuzotter mit Zwergkanälchen. Vergr. 48:1.

Fig. 27. Sammelgangverzweigung von Coronella austriaca ♀ mit Stummeln von abgeschnittenen initialen Sammelrohren. Vergr. 34:1.

Fig. 28. Sammelgangast von der Kreuzotter ♀. Vergr. 34:1.

Fig. 29. Sammelgänge eines Lappens der Kreuzotterniere samt dem Ureter in der Ansicht von der Medialseite. Vergr. 16:1.

Tafel 6.

Crocodilus vulgaris.

Fig. 30a—c. a Zwei Konvolute größerer Kanälchen. b Silhouette davon. c Das linke Kanälchen auseinandergeschlagen, bei durchfallendem Licht. Vergr. 48:1.

Fig. 31a—c. a Knäuel eines kleineren Kanälchens. b Silhouette davon. c Das gleiche Kanälchen auseinandergeschlagen, bei durchfallendem Licht. Vergr. 48:1.

Fig. 32. Ende eines Sammelganges mit Zwergkanälchen. Vergr. 48:1.

Fig. 33. Sammelgangäste mit Stummeln von initialen Sammelgängen, an den oberen Enden sind Pseudoglomeruli ausgebildet. Vergr. 30:1.

Fig. 34. Ventraler Ureter mit Sammelgängen der in Textfig. 30, p. 62, abgebildeten Niere. Vergr. 13:1

Tafel 7.

Schildkröten.

Fig. 35a—d. a Ein Knäuel von Testudo graeca samt dem Sammelgang in der Ansicht von der Peripherie. b Rechte Hälfte des Knäuels nach Entfernung eines Teiles des Hauptstückes. c Silhouette des Knäuels. d Das gleiche Kanälchen auseinandergeschlagen, bei durchfallendem Licht. Vergr. 48:1.

Fig. 36a—c. a Ein Knäuel von Emys lutaria samt dem Sammelgang. b Silhouette davon. c Das gleiche Kanälchen ausgebreitet, bei durchfallendem Licht. Vergr. 48:1.

Fig. 37a und b. a Ein Knäuel von Emys lutaria. b Das gleiche Kanälchen auseinandergeschlagen, bei durchfallendem Licht. Vergr. 48:1.

Fig. 38a und b. Ein kleinerer Knäuel von Testudo graeca in zentraler Ansicht. b Silhouette davon. Vergr. 48:1.

Fig. 39a—c. a Konvolut eines „kolossalen“ Kanälchens von Testudo graeca in der Ansicht von innen. b Silhouette dieses Konvolutes. c Dieses Kanälchen auseinandergelegt. Vergr. 48:1.

Fig. 40. Oberes Ende eines Sammelganges von Testudo graeca mit einem Zwergkanälchen und zwei ausgebreiteten größeren Kanälchen. Vergr. 48:1.

Fig. 41. Sammelganggeäste eines Teiles einer Nierenplatte von Testudo. Vergr. 15:1.

Fig. 42. Einige Sammelgangäste von Emys lutaria. Vergr. 24:1.

Tafel 8.

Platydactylus mauritanicus ♂.

Fig. 43a—c. a Knäuel aus der mittleren Höhe eines Lobulus in der Ansicht von innen. b Die Silhouette davon. c Das gleiche Kanälchen auseinandergeschlagen. Vergr. 48:1.

Fig. 44a—c. a Knäuel aus der Tiefe eines Läppchens in der Ansicht von innen. b Seine Silhouette. c Das gleiche Kanälchen auseinandergelegt. Vergr. 48:1.

Fig. 45a—c. Konvolut eines Kanälchens der rechten Seitenniere in der Ansicht von hinten. b Die Silhouette davon. c Das gleiche Kanälchen ausgebreitet. Vergr. 48:1.

Fig. 46. Oberes Ende eines Sammelganges mit einem Zwergkanälchen und einem Pseudoglomerulus. Vergr. 48:1.

Fig. 47. Sammelgangverzweigung mit Stummeln von initialen Sammelrohren. Vergr. 33:1.

Fig. 48. Sammelgänge des vordersten Läppchens der rechten Niere in situ samt der Arteria intralobularis in der Ventralansicht. Vergr. 23:1.

Fig. 49. Etwas schematisierter Querschnitt durch mittlere Partie der linken Niere in der Ansicht von der Kaudalseite. Vergr. 30:1.

Tafel 9.

Fig. 50. Schema eines Lappens der Niere von der Eidechse. Beschreibung im Text p. 44.

Fig. 51. Schematischer Querschnitt der Niere einer Schlange. Beschreibung im Text p. 60.

Tafel 10.

Fig. 52. Schematischer Querschnitt der Niere eines jungen Krokodils. Nierenkanälchen schwarz, Arterien rot getönt und schwarz schraffiert, Vena advehens rot schraffiert, Vena revehens schwarz schraffiert. Nähere Beschreibung im Text p. 71.

Fig. 53. Schematischer Schnitt durch die mittlere Partie der Niere einer Schildkröte. Nierenkontur punktiert, die sonstige Ausführung wie bei Fig. 52. Nähere Beschreibung im Text p. 80.

Beiträge zur Kenntnis von Craspedosoma simile und des Tracheensystems der Diplopoden.

Von

W. Wernitzsch.

Hierzu Tafel 11—12 und 12 Figuren im Text.

Im Zoologischen Institut in Jena wurde während der letzten Jahre den diplopoden Tausendfüßlern besondere Aufmerksamkeit gewidmet, deren Organisation bis jetzt nur unvollkommen bekannt war. Im Jahre 1907 beschäftigte sich KRUG [1]) mit der Gattung Iulus und vor kurzem behandelte EFFENBERGER [2]) den Bau des Polydesmus complanatus. Ich habe Craspedosoma simile zum Gegenstand einer anatomischen Untersuchung gemacht.

Die Craspedosomatiden gehören zu den selteneren Diplopoden, und man ist erst in den letzten Jahren — hauptsächlich durch die Arbeiten von VERHOEFF — zu einer annähernd vollständigen Kenntnis der einheimischen Arten gekommen. Der innere Bau der Tiere blieb aber fast ganz unbekannt. Der feste kalkreiche Chitinpanzer setzt der Erforschung des inneren Baues große Schwierigkeiten entgegen, welche nur durch die neuere Technik überwunden werden können. Die Kenntnis der inneren Organisation ist aber um so wichtiger, als diese Familie in mancher Hinsicht primitive Merkmale aufweist, indem z. B. jeder Doppelring noch 2 selbständige Bauchplatten besitzt.

Den Ausgangspunkt meiner Untersuchungen bildete das

---

1) KRUG, H., Beiträge zur Anatomie der Gattung Iulus. Jen. Zeitschr., Bd. XLII.

2) EFFENBERGER, W., Beiträge zur Kenntnis der Gattung Polydesmus. Inaug.-Diss., Jena, 1908.

Tracheensystem, indem Herr Prof. Dr. H. E. Ziegler, welcher sich selbst mit dem Tracheensystem der Diplopoden beschäftigt hatte[1]), mir den Vorschlag machte, im Anschluß an die erwähnten Untersuchungen von Krug und Effenberger, das Tracheensystem anderer Diplopoden vergleichend zu betrachten. Daher habe ich meiner Arbeit einen vergleichenden Abschnitt über das Tracheensystem der Diplopoden angefügt, in welchem auch eine genaue Beschreibung des bisher nicht vollständig bekannten Tracheensystems von Glomeris enthalten ist.

Außer dem Tracheensystem habe ich bei Craspedosoma noch den Darmkanal und die Drüsen behandelt, während ich von dem Genitalapparat, der schon von Dr. vom Rath beschrieben wurde, nur die Kopulationsfüße in den Kreis der Untersuchung gezogen habe.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. E. Ziegler für die mannigfachen Anregungen und das Interesse, welches er meiner ganzen Arbeit entgegenbrachte, meinen aufrichtigsten und verbindlichsten Dank auszusprechen. Herr Prof. Ziegler hatte auch die große Freundlichkeit, mir eine Anzahl von Zeichnungen, welche das Tracheensystem betreffen, zur Verfügung zu stellen. — Ferner bin ich Herrn Dr. Verhoeff für seine freundliche Bestimmung des Materials und einige wertvolle briefliche Mitteilungen zu großem Danke verpflichtet.

Material und Methoden.

Die nachfolgenden Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf Craspedosoma simile Verh.[2]) („rawlinsii“ Leach). Zum Vergleich wurden auch Heteroporatia, Chordeuma, Iulus, Polydesmus und Glomeris in den Kreis der Betrachtungen gezogen.

---

1) Ziegler, H. E., Die Tracheen bei Iulus. Zool. Anz., Bd. XXXI, 1907.

2) Verhoeff unterscheidet von Craspedosoma Rawlinsii (Leach) 2 Subspecies, eine westliche Form (Westdeutschland) Rawlinsii simile und eine östliche Rawlinsii. Beide sind gekennzeichnet besonders durch die verschiedene Ausbildung der hinteren Ventralplatten des Kopulationsringes. Craspedosoma Rawlinsii (Leach) scheint weit verbreitet zu sein, aber nirgends häufig vorzukommen. Die Art ist bekannt geworden aus England, Schweden, Dänemark und Oesterreich.

Außerdem war ich in der günstigen Lage, zahlreiche Diplopodenpräparate des hiesigen Instituts zu benutzen, welche von dem verstorbenen Herrn Dr. vom Rath angefertigt worden sind.

Die Beschaffung des Materials machte anfangs wegen der Seltenheit der Tiere einige Schwierigkeiten. Erst die genauere Kenntnis der Lebensbedingungen setzte mich in den Stand, einige günstige Fundorte aufzufinden. Nachdem ich an solchen schattigen und feuchten Stellen Rinden, morsche Zweige und Wurzeln ausgelegt hatte, konnte ich am Morgen unter diesen „Myriapodenfallen" eine größere Anzahl der Tiere erbeuten, welche sich dann in feucht gehaltenen Behältern mit Leichtigkeit das ganze Jahr hindurch beobachten ließen. Besonders zu empfehlen ist diese Methode zum Einfangen von Heteroporatia sowie von Craspedosoma und deren Jugendstadien. Nur selten konnte ich unter den ausgelegten Rinden ein Chordeuma finden. Gern suchen ferner junge Glomeris und Polydesmus diese Verstecke auf.

Die günstigste Jahreszeit des Sammelns ist der Herbst, während man im Frühjahr nur schwer, im Sommer gar nicht in den Besitz von geschlechtsreifen Individuen gelangen kann. Ich komme in dem biologischen Abschnitt auf diese Tatsache zurück.

Bei dem Fahnden nach Craspedosoma in der Umgebung von Jena konnte ich auch Heteroporatia bosniense Verh. hier feststellen, welches, wie mir Herr Dr. Verhoeff brieflich mitteilte, bisher im Deutschen Reiche noch nicht beobachtet worden ist[1]. Später fand ich diese Form auch am Südabhange des Kyffhäusers, aber nicht so zahlreich als hier. Außerdem wies ich in der Umgebung von Jena eine neue Subspecies von Heteroporatia simile (Attems) nach, deren Gonopoden in einem späteren Abschnitt beschrieben werden sollen. Herr Prof. Ziegler schlug mir vor, diese Form wegen eines charakteristischen Zahnes des vorderen Kopulationsfußes als makrodon zu bezeichnen. Im folgenden gebe ich eine Uebersicht der von mir in der Umgebung von Jena und am Kyffhäuser nachgewiesenen Ascospermophora[2]:

---

1) Verhoeff hat Heteroporatia bosniense in Nordböhmen nachgewiesen.

2) Verhoeff (1900) faßt die beiden Familien der Chordeumiden und Craspedosomatiden zu der Unterordnung der Ascospermophora zusammen, da sie am vorderen oder meist an beiden Ringen des 8. Doppelsegments Coxalsäckchen besitzen, welche der Spermaaufnahme dienen.

	Jena	Kyffhäuser
Craspedosoma simile VERH.	+	+
Chordeuma silvestre C. K.	+	+
Microchordeuma voigti VERH.[1])	+	—
Heteroporatia bosniense VERH.	+	+
„ macrodon	+	—

Zur Untersuchung der chitinigen Teile bediente ich mich des bekannten Mazerationsverfahrens mit Kalilauge. Auch Glyzerinpräparate und die Exuvien habe ich mit Vorteil verwendet.

Zum Studium des Tracheensystems bediente ich mich folgender Methoden. Das Tier wird nach der Abtötung durch Chloroform dorsal in der Medianlinie geöffnet. Der Darm wird vorsichtig entfernt und dann eine verdünnte Lösung von Kalilauge hinzugesetzt. Bei diesem Verfahren werden Muskulatur und Bindegewebe recht durchsichtig, während die in den Tracheen und Tracheentaschen eingeschlossene Luft bei durchfallendem Lichte schwarz, bei auffallendem silberweiß erscheint und so den Verlauf des feinsten Tracheenästchens deutlich erkennen läßt.

Die zweite Methode, die auch zur Untersuchung der anderen Organsysteme angewendet wurde, ist die des Schneidens. Die Tiere wurden in 94-proz. Alkohol fixiert und dann in 3—6-proz. Salpetersäure oder am besten in HENNINGS Gemisch entkalkt. Es ist empfehlenswert, das Objekt zunächst in ein schwächeres Gemisch überzuführen (1 Teil Gemisch auf 2—3 Teile 94-proz. Alkohol), um die zerstörende Wirkung der in Blasen entweichenden Kohlensäure zu verhindern, welche große Defekte veranlassen kann. Wendet man das HENNINGsche Gemisch zugleich als Fixierungsmittel an, so ist aus demselben Grunde die gleiche Vorsicht geboten.

Die Einbettung geschah in Celloidin-Paraffin, oder das Objekt wurde zuerst in weiches, dann in hartes Paraffin (Schmelzpunkt 58°) übergeführt und eingebettet. Diese Methode führte am schnellsten zum Ziele und gab ausgezeichnete Schnittserien, welche nach APÁTHYS Methode (Hämatoxylin-Ammoniumrubinpikrat) gefärbt wurden. Diese Farbstoffkombination gibt recht klare, prächtige Bilder. Das Hämatoxylin nach DELAFIELD dient als Kernfarbstoff, während das Ammoniumrubinpikrat das Plasma und die

1) Microchordeuma voigti war bisher nur aus Württemberg und Rheinpreußen bekannt.

Plasmaprodukte färbt. Die Dicke meiner Schnitte beträgt ohne Ausnahme 10 μ, welche Stärke sich besonders zur Erkennung von Chitinteilen eignete und auch gute histologische Bilder gab.

Die äußere Gliederung von Craspedosoma.

Bevor wir auf die Biologie und Anatomie von Craspedosoma eingehen, wollen wir uns mit der äußeren Gliederung des Körpers bekannt machen, deren Kenntnis zum Verständnis der folgenden Abschnitte notwendig ist.

Die Familie der Craspedosomatiden umfaßt mäßig große Diplopoden mit zylindrischem oder plattgedrücktem Körper, der bei den erwachsenen Tieren stets eine konstante Zahl von Segmenten aufweist. Craspedosoma simile wird ungefähr 2 cm lang und besitzt, abgesehen vom Kopfe, 30 Körpersegmente, welche durch dünne chitinige Membranen untereinander verbunden sind. Von den einzelnen Segmenten, welche fernrohrartig ineinander geschoben sind, ist gewöhnlich nur die hintere Hälfte sichtbar, während der vordere Teil von dem vorhergehenden Segment verdeckt wird.

Der Kopf von Craspedosoma (Fig. 1 u. 2, Taf. 11) liegt nicht in der Richtung der Bauch- und Rückenfläche des Körpers, sondern bildet mit derselben nahezu einen rechten Winkel. Er ist im Verhältnis zum Halsschild viel breiter als in anderen Diplopodenfamilien und besitzt infolgedessen eine größere Beweglichkeit.

Nach den Untersuchungen von Heymons an Glomeris setzt sich der Kopf der Diplopoden entsprechend den 3 Kopfextremitäten aus 3 Ursegmenten zusammen: dem Antennensegment, dem Mandibel- und dem Maxillarsegment. Außerdem ist vorn noch ein ungegliederter präantennaler Kopfabschnitt zu erkennen. Dem Maxillarsegment folgt ein Postmaxillarsegment, welches noch eine deutliche Ganglienanlage besitzt, aber kein Beinpaar mehr trägt. Sein Rückenteil bleibt als Halsschild erhalten. Das Hypostoma, das Kehlstück des Gnathochilariums ist als die dazu gehörige Ventralplatte aufzufassen. — Die dorsalen Partien der 3 Ursegmente des Kopfes und der präantennale Kopfabschnitt verwachsen zu der einheitlichen Kopfkapsel, an welcher 3 Teile unterschieden werden:

1) vorn die gezahnte Oberlippe (labrum),
2) die Stirn (clypeus) und
3) der Hinterkopf (epicranium).

Auf dem zweiten Kopfabschnitt, dem Clypeus, stehen die in

Gruben inserierten Antennen. Sie sind aus 7 Gliedern zusammengesetzt, von denen das dritte und fünfte am längsten ist. Auf die Sinnesorgane der Antennen, welche vom Rath (37) untersucht hat, kann hier nicht weiter eingegangen werden. Hinter den Antennen zählt man beiderseits 25—28 tiefschwarz gefärbte Ocellen, welche in einem Dreieck angeordnet sind. Zwischen dem vorderen Winkel des Augendreiecks und der Fühlergrube liegt das Tömösvarysche Organ, welches bei den Craspedosomatiden einen recht komplizierten Bau zeigt. Es besteht aus einer langen Röhre, deren Wandung nach außen in Form kleiner Bläschen hervorgewölbt ist. An dieses Rohr setzt sich proximal eine Endblase an. Ihr Boden ist eingestülpt in Gestalt eines kegelförmigen Zapfens, in welchem zahlreiche Fortsätze von Sinnesorganen endigen. Den feineren Bau dieses Organes wollen wir hier nicht weiter verfolgen. Ich will nur auf die Untersuchungen von Hennings (24) verweisen, welche sich auch auf die anderen Diplopodenfamilien beziehen und interessante phylogenetische Betrachtungen enthalten. Die Funktion des Tömösvaryschen Organs ist noch zweifelhaft[1]).

Unter der Oberlippe, welche die Mundöffnung bedeckt, liegen die beiden Oberkieferladen oder Mandibeln, welche zum Zerkleinern der Nahrung mehrere Reihen zierlicher Chitinleisten und Zähnchen besitzen. Die Oberkieferladen sind befestigt an den gewölbten Backenteilen. Die Innenseite der mit den übrigen Teilen des Kopfes beweglich angebrachten Backen dient zum Ansatz der mächtigen Mandibelmuskeln, welche fächerartig auf jeder Seite an einer kräftigen Sehne ansetzen (Fig. 22, Taf. 12). Durch diese Muskeln werden die starken Oberkiefer seitlich gegeneinander bewegt. Auf das Oberkieferpaar folgen die Maxillen, welche bei den Diplopoden zur Unterlippe verschmolzen sind, die man als Gnathochilarium bezeichnet. Trotz des komplizierten Baues geht das Gnathochilarium nach den entwickelungsgeschicht-

1) Hennings äußert sich darüber folgendermaßen: „Meine Experimente über die Funktion der Tömösvaryschen Organe haben leider bisher keine positiven Resultate gehabt; doch betonte ich schon, daß die Ascospermophoren, deren Organ uns den kompliziertesten Bau zeigte, auch die empfindlichsten sind gegen die kleinsten Veränderungen in den physikalischen Verhältnissen des Erdreichs und der Luft; vielleicht lassen sich diese beiden Tatsachen miteinander in Verbindung setzen! Es war dies bereits die Anschauung Tömösvarys.“

lichen Untersuchungen METSCHNIKOFFS (32), VOM RATHS (37) und HEYMONS (25) nur aus einem Extremitätenpaar (der ersten Maxille) hervor. Die zweiten Maxillen, welche die Chilopoden und Insekten besitzen, und die am Postmaxillarsegment zu erwarten wären, fehlen.

An den Kopf reihen sich die meist homonomen Segmente an, von denen die drei vordersten eine Sonderstellung im Körper einnehmen und als Brust, die übrigen als Abdomen aufgefaßt werden können. Die Doppelnatur des Diplopodensegments ist bei Craspedosoma noch recht deutlich ausgeprägt.

Den typischen Bau zeigen die Segmente vom fünften Körperring an, welche je zwei Beinpaare tragen. Ein solches Segment oder Zonit besteht aus einem Chitinring, welcher durch eine Querfurche in eine vordere engere und eine hintere weitere Hälfte geteilt wird. Die vordere Hälfte, das Prozonit, zeigt einen kreisförmigen Querschnitt und stellt einen Ring dar, welcher für gewöhnlich zum größeren Teil in der hinteren Hälfte des vorhergehenden Segments verborgen ist. Die hintere Hälfte, das Metazonit, zeigt auch einen runden Querschnitt; die Seiten sind aber oben beulenförmig erweitert (Fig. 1, Taf. 11). Diese seitlichen Schwielen, welche sich deutlich von dem zylindrischen vorderen Teile abheben, verleihen dem ganzen Körper vom Craspedosoma ein rosenkranzartiges Aussehen. Ueber alle Segmente läuft oben eine Mittellängsfurche. Der Hinterrand der Segmente ist mehr oder weniger eingebuchtet. Auf jeder Seite des Metazonits beobachtet man drei kurze Borsten, welche auf einem Höckerchen aufsitzen (Fig. 1, Taf. 11). Die äußere sitzt am Hintereckchen der glänzenden Seitenbeulen. Die mittlere steht etwas weiter vorn und höher, während die innere näher der Mittellinie als der mittleren Borste und wie diese nahe am Vorderrande des Metazonits aufsitzt. Auf den hinteren Segmenten sind die Borsten in einer Querreihe angeordnet und mehr dem Hinterrande des Metazonits genähert (Fig. 5, Taf. 11). Alle Borsten sind kurz und dünn, die Höckerchen sehr klein. Das Metazonit und auch das Prozonit zeigt eine reiche Pigmentierung und eine sehr glatte und glänzende Oberfläche.

Ein ganz anderes Aussehen zeigen die Dorsalringe der Jugendformen von Craspedosoma (Fig. 2, Taf. 11), welche man lange Zeit der Gattung Atractosoma zugerechnet und als Atractosoma athesinum oder marmoratum beschrieben hat. Die oberen Partien der Metazonite sind zu beiden Seiten flügelartig verbreitert, wo-

durch ziemlich deutliche, stumpfe Seitenkiele entstehen, so daß die Jugendformen von Craspedosoma einem Polydesmus ähnlich sehen. Von einem solchen sind sie jedoch sofort durch die tiefschwarzen Augenhaufen und die größere Zahl der Segmente zu unterscheiden. Die Seitenkiele geben dem Körper ein plattgedrücktes Aussehen. Die Oberfläche der Körperringe ist fein gekörnelt, daher wenig glänzend bis matt. Der Hinterrand des Metazonits ist gerade und erscheint durch die feine Körnelung zart gesägt (vgl. Fig. 2, Taf. 11). Die Pigmentierung und Zeichnung der Segmente ist der des ausgewachsenen Tieres sehr ähnlich, doch nicht so deutlich ausgeprägt. Recht auffällig ist die starke Entwickelung der 6 Borsten auf der hinteren Hälfte des Segments. Die Seitenkiele und die kräftige Beborstung der Entwickelungsstadien werfen auf die Phylogenie von Craspedosoma ein recht klares Licht. Es ist wohl berechtigt, die Craspedosomatiden von Polydesmus ähnlichen Archipolypoden abzuleiten, welche im Carbon vorkommen und mit denen sie außer den 6 Rückenborsten auch die freien Ventralplatten und den Mangel der Wehrdrüsen gemeinsam haben.

Jedes Ursegment eines Körperringes setzt sich ursprünglich aus 5 Platten zusammen:

1) einem unpaaren Rückenschild (Tergit),
2) aus 2 Seitenschildern (Pleuren),
3) aus 2 Bauchplatten (Sterniten).

Alle diese Teile können frei bleiben wie bei Glomeris und Polyxenus (Pentazonia), zum Teil oder auch ganz verschmelzen wie bei Polydesmus (Monozonia). Bei Craspedosoma sind die beiden Pleuren mit dem Tergit zu einer dorsalen Spange vereinigt und die beiden Sternite bilden eine unpaare freie Ventralplatte, welche zum Ansatz eines Beinpaares dient. Craspedosoma gehört also nach Brandts alter Einteilung der Myriopoden zur Gruppe der Bizonia.

Da jeder Körperring aus der Vereinigung zweier Ursegmente hervorgegangen ist, so finden wir 2 Ventralplatten an jedem Segment. Eine solche Ventralplatte hat die Form eines Trapezes (Fig. 16, Taf. 11, vgl. auch Fig. 3, Taf. 11 und Textfig. 9), dessen breite Seite nach vorn liegt. Während die vordere, etwas größere Ventralplatte vorn ein wenig konkav ausgerandet, so ist die Vorderkante der hinteren etwas konvex gebogen (Fig. 3, Taf. 11 und Textfig. 9). Jede Ventralplatte (Fig. 16, Taf. 11) zeigt eine längere Vorderkante und zwei kürzere Seitenkanten, welche ein

eingesenktes Mittelfeld einrahmen, das eine deutliche chitinige Felderung erkennen läßt. Zu beiden Seiten in den vorderen Ecken dieses Mittelfeldes finden wir zwei kleine Gruben, welche in die Stigmen der Tracheentaschen führen. An der hinteren kürzeren Seite jeder trapezförmigen Ventralplatte ist ein siebengliederiges Beinpaar eingelenkt. Zwischen diesem sieht man einen länglich-ovalen papillösen Höcker, welcher hinten knopfartig verbreitert ist.

Von dem Bau eines typischen Doppelsegments, wie wir ihn im Vorhergehenden kennen gelernt haben, weichen eine ganze Reihe von Körperringen ab.

Wir betrachten zuerst die drei vordersten Segmente, welche wir als Brustteil zusammengefaßt haben. Die Dorsalspangen des zweiten und dritten Segments verhalten sich genau wie die eines gewöhnlichen Rumpfsegments. Sie lassen eine Querfurche erkennen, und die hintere Hälfte ist mit sechs beborsteten Höckerchen besetzt. Das halbmondförmige Collum hingegen zeigt ein anderes Verhalten. Es erstreckt sich nicht so weit ventralwärts wie die anderen Ringe und endet jederseits in einem spitzen Winkel. Eine Querfurche ist nicht mehr zu erkennen, doch trägt die hintere Hälfte die für das Metazonit charakteristischen Borsten (Fig. 1 u. 2, Taf. 11), welche auch dieselbe Anordnung zeigen, wie in einem gewöhnlichen doppelflüssigen Segment. Ich will noch erwähnen, daß das Halsschild vorn in der Mitte einen kleinen Zapfen besitzt (Fig. 1, Taf. 11), welcher zwischen 2 Chitinstäbchen am Hinterrande des Kopfes eingreift und eine bewegliche Befestigung ermöglicht.

Die Ventralseite des dritten Segments verhält sich in beiden Geschlechtern verschieden. Beim Männchen ist das dritte Segment fußlos und besitzt keine Ventralplatte. Die beiden Seiten der Dorsalspange sind durch eine dünne Chitinmembran miteinander verbunden. Beim Weibchen sitzen am dritten Segment die Kopulationsorgane, die mächtig entwickelten Vulven, in welche die Ovidukte einmünden und die, wie wir später sehen werden, als ein umgewandeltes Beinpaar aufzufassen sind.

Das erste und das zweite Segment besitzen in beiden Geschlechtern je nur ein sechsgliedriges Beinpaar, weil das Trochanterglied fehlt. Da die Ventralplatten nur sehr klein und unansehnlich sind und nicht mehr zum Ansatz der Beine dienen können, so sind die Coxen schnabelförmig ausgezogen (Textfig. 1 u. 2) und sitzen mit breiter Basis dem Körper an. Die Coxen des zweiten

Beinpaares des Weibchens sind besonders breit und dienen mit zur Bildung der Tasche, in welcher die Vulven liegen. Beim Männchen münden an der Innenseite der Coxen des zweiten Bein-

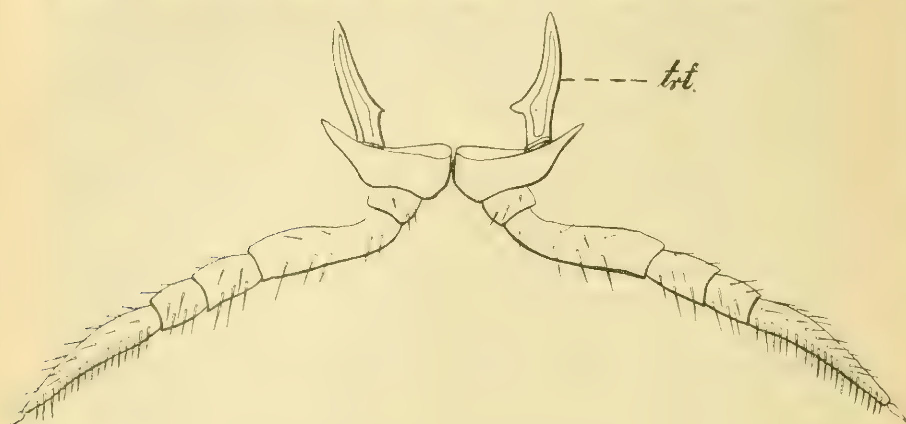


Fig. 1. Craspedosoma simile. Erstes Beinpaar mit den reduzierten Tracheentaschen *(trt)*.

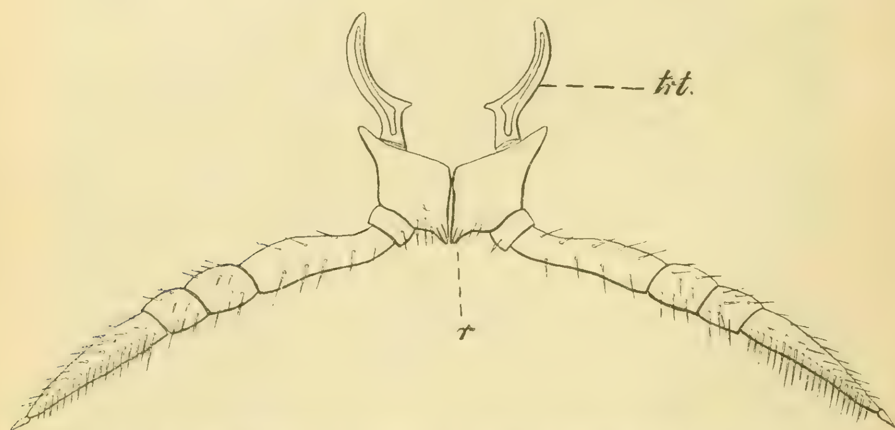


Fig. 2. Craspedosoma simile. Zweites Beinpaar des Männchens mit den reduzierten Tracheentaschen *(trt)*. Die Coxen des zweiten Beinpaares werden von den Vasa deferentia durchbohrt, welche an der Innenseite zwei deutliche Ruten *(r)* bilden.

paares die Vasa deferentia in zwei deutliche Ruten aus (Textfigur 2 *r*).

Alle diese Komplikationen rechtfertigen es wohl, wenn man die drei ersten Segmente als Brust zusammmenfaßt. Auch in bezug auf das Tracheensystem nehmen die drei ersten Segmente

eine Sonderstellung ein, indem sie keine Tracheen mehr entsenden. Es sei noch erwähnt, daß das vierte Segment insofern ein abweichendes Verhalten zeigt, als es nur eine Ventralplatte mit einem Beinpaar aufweist.

Die 4 vordersten Segmente der Diplopoden wurden bisher von allen Forschern für einfach betrachtet, weil jedes nur höchstens ein Beinpaar besitzt. Verhoeff (63) hat zum erstenmal die Doppelnatur der 4 vordersten Segmente nachgewiesen an Polydesmus, Iulus und Lysiopetalum, indem er auch die Exuvien zur Untersuchung heranzog, welche vielfach noch recht ursprüngliche Charaktere erkennen lassen. Meine Befunde an Craspedosoma bestätigen die Ansicht Verhoeffs. An der Doppelnatur des zweiten bis vierten Segments ist kaum zu zweifeln, denn wir finden ganz wie auf den typischen Doppelsegmenten eine Grenzfurche, dieselben Skulpturverhältnisse und auf der hinteren Hälfte des Segments die 6 borstentragenden Wärzchen. Die Doppelnatur des ersten Segments ist schwieriger zu erkennen, da die Grenzfurche fehlt; doch finden wir auch hier auf der hinteren Hälfte des Segments die für das Metazonit charakteristischen 6 Höckerchen mit Borsten.

Am ausgewachsenen Tier finden wir das erste und zweite Segment je mit einem Beinpaar versehen und das dritte Segment fußlos. Die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen von Heymons (25) an Glomeris und Iulus zeigen, daß ursprünglich das erste, das Postmaxillarsegment extremitätenlos ist, und daß bei Iulus das Beinpaar des zweiten und das vordere des dritten Segments nach vorn verschoben wird.

Heymons berichtet darüber folgendes:

„Beim ausgebildeten Iulus schließen sich bekanntlich an den Kopf 4 einfache Segmente an, von denen aber nur 3 mit je einem Beinpaar versehen sind. Wie man gegenwärtig annimmt, soll nun das dritte Rumpfsegment gliedmaßenlos sein. Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen lehren indessen, daß diese Ansicht nicht zutreffend ist. Von den 4 einfachen Rumpfsegmenten ist beim Embryo nur das erste (Postmaxillarsegment) extremitätenlos, aber wie die übrigen mit einem besonderen Ganglion versehen. Das vorderste Beinpaar befindet sich am zweiten Rumpfsegment und wird vom zweiten Ganglion aus innerviert. Erst in späteren Stadien tritt eine Lageverschiebung der Extremitäten ein, derartig, daß das vorderste Beinpaar ganz an den Kopf herantritt und dann irrtümlich dem ersten Rumpfsegment zugerechnet werden kann."

Auch Heathcote, Attems und Silvestri sind übereinstimmend zu der Ansicht gekommen, daß stets das erste Segment ursprünglich beinlos ist. Ueber Craspedosoma liegen noch keine entwickelungs-

geschichtlichen Untersuchungen vor, wir dürfen aber wohl ein gleiches Verhalten annehmen.

Bei Polydesmus ist die Verteilung der Beinpaare an den 3 ersten Segmenten nach Effenbergers Untersuchungen eine andere, eine ursprünglichere. Hier finden wir am ersten Segment ein Beinpaar, während das zweite Segment fußlos ist. Das dritte Segment trägt ein Beinpaar und im weiblichen Geschlecht dahinter die Vulven. Es ist also nur das erste Beinpaar nach vorn gerückt, während das zweite an seiner Stelle verbleibt. Da wir die Vulven als ein umgewandeltes Beinpaar aufgefaßt haben, so hat das dritte Segment bei Polydesmus also auch in den doppelten Segmentanhängen seine Doppelnatur bewahrt, wenigstens im weiblichen Geschlecht, denn beim Männchen fehlt die den Vulven entsprechende Extremität. Die Lageverschiebung der beiden ersten Beinpaare nach vorn hängt wohl zusammen mit der starken Entwickelung der Vulven, welche auch die Rückbildung des vorderen Beinpaares des vierten Segments bewirkt haben wird. Es ist interessant zu beobachten, daß bei Heteroporatia auch das zweite Beinpaar, welches vor den Vulven liegt, im Verschwinden begriffen ist. Es wird nur noch als zweigliedriger Stumpf entwickelt.

Zu den abweichend gebauten Segmenten gehört auch das siebente Doppelsegment des Männchens, welches von allen Segmenten am kräftigsten entwickelt ist (Fig. 1, Taf. 11). Ventralwärts ist es blasig aufgetrieben und heller gefärbt. Seine beiden Beinpaare sind zu Kopulationsorganen umgewandelt, von denen in einem besonderen Abschnitt die Rede sein soll.

Es bleibt nun noch die Analregion zur Besprechung übrig, welche aus einem beinlosen Segment und dem Analsegment besteht. Letzteres bildet einen geschlossenen Ring, dessen stark verbreiteter Rückenteil nach dem Ende zu allmählich schmäler wird und gerade abgestutzt ist. An den beiden Seiten nimmt der Ring mehr und mehr an Breite ab und bildet ventralwärts nur noch eine sehr schmale Spange. Der dorsale Teil dieses Schlußrings bedeckt die hervorgewölbten Analklappen, welche in der Medianebene die Afterspalte offen lassen und am Rande jederseits mit 3 Borsten versehen sind (Fig. 5, Taf. 11). Auf der Unterseite zwischen den Analklappen und der ventralen Spange des Schlußringes liegt noch ein unpaares dreieckiges Chitinstück, die „Analschuppe". Letztere trägt auf jeder Seite eine Borste.

Es fragt sich nun, wie sind diese Stücke morphologisch aufzufassen. Bisher haben wir am Diplopodenkörper nur Doppelsegmente kennen gelernt. Ich bin geneigt, auch das Analsegment für ein solches anzusehen. Die Analschuppe und die Analklappen halte ich für die Ventralplatte und die Pleuren der hinteren

Hälfte dieses letzten Doppelsegments. Das dazu gehörige Tergit ist mit der vorderen Hälfte verwachsen und bildet den stark verbreiterten Rückenteil. Eine Querfurche konnte ich nicht erkennen, doch weist jederseits eine Borste auf der Mitte des Schlußringes, welche man als eine Hinterrandborste des vorderen Ursegments ansehen kann, auf eine solche Verschmelzung hin (Fig. 5, Taf. 11).

Von besonderer Bedeutung ist das innere Paar der Borsten auf dem Hinterrande des Schlußringes (Fig. 5, Taf. 11 und Fig. 30, Taf. 12). Ihre Basis ist konisch verlängert, so daß ein kleiner Griffel entsteht, welcher dem Hinterrande beweglich aufsitzt. Wir werden später sehen, daß am Ende jedes dieser Griffel 2 mächtige Spinndrüsen münden, welche eine feine Seide liefern für die Eikokons und die Häutungskämmerchen, die die Tierchen spinnen.

Die Kopulationsfüße.

So außerordentlich ähnlich und gleichförmig die äußere Gestalt der Diplopoden ist, so mannigfaltig und kompliziert sind die Einrichtungen, die im Dienste der Begattung stehen. Die Natur

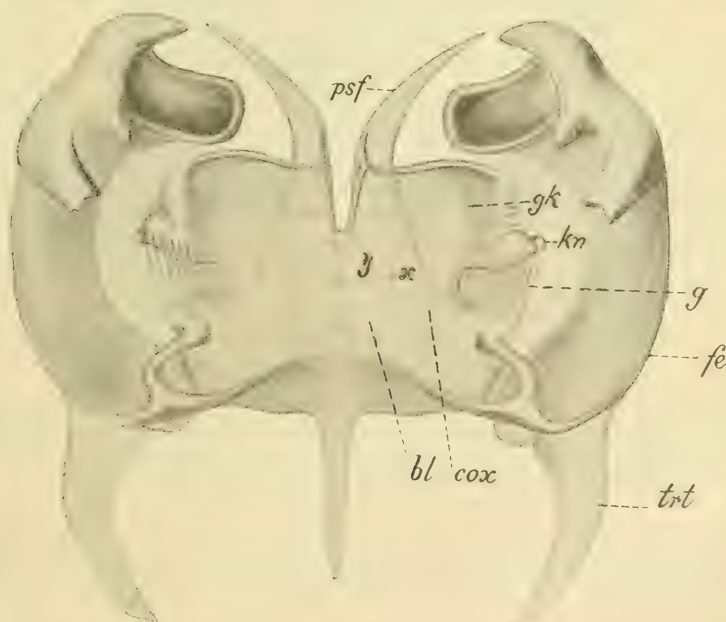


Fig. 3. Craspedosoma simile. Vorderer Gonopod. Ansicht von hinten und oben. *cox* Coxid, *psf* Pseudoflagellum, *x* Randlinie einer Vertiefung, *y* Zwischenwände zwischen den Lappen der Spermablase, *gk* Kante, auf welcher Grannen aufsitzen, *g* Grannenbüschel, *kn* Knopffortsatz, *fe* Femoroid, *trt* Tracheentasche.

erzeugt hier eine solche Fülle von Formen und so komplizierte Bildungen, wie wir sie wohl in keiner Tierklasse wiederfinden. Infolgedessen hat man die Kopulationsfüße mit bestem Erfolg zum Bestimmen der Arten benutzt. Daher wollen wir der Betrachtung der Kopulationsfüße und der Einrichtungen, die im Dienste der Kopulation stehen, ein besonderes Kapitel widmen.

Bei Craspedosoma sind die beiden Extremitäten des siebenten Rumpfsegments zu Kopulationszwecken umgewandelt. Textfig. 3 gibt eine Darstellung des vorderen Gonopoden. Textfig. 4 stellt die Ventralplatte des zweiten Segments des Kopulationsringes dar. Da die Umwandlung des zweiten Beinpaares des Geschlechts-

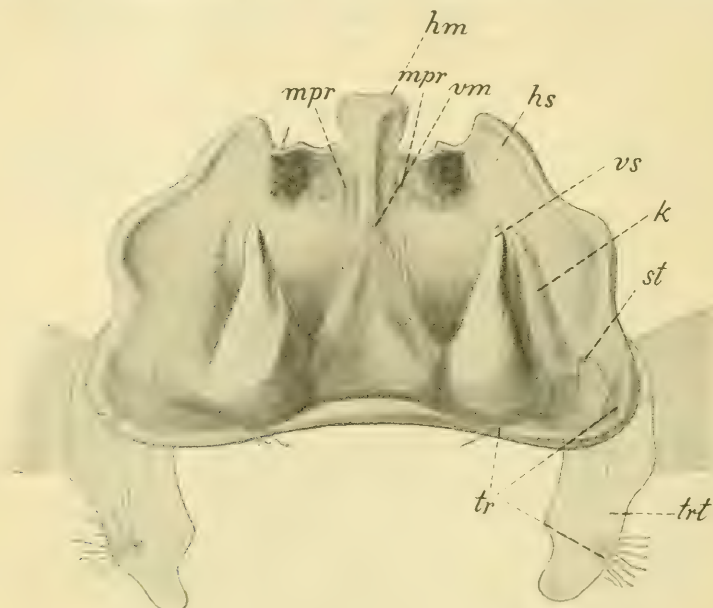


Fig. 4. Craspedosoma simile. Hintere Ventralplatte des Kopulationsringes. *hs* hinterer seitlicher Höcker, *hm* hinterer mittlerer Höcker, *vm* vorderer mittlerer Höcker, *vs* vorderer seitlicher Höcker, *k* Seitenkante, *st* Stigma. *trt* Tracheentasche, *tr* Tracheen, *mpr* Mündung der hinteren Prostata.

segments phylogenetisch später entstanden ist, und infolgedessen hier einfachere Verhältnisse zu finden sind, so wollen wir sie zuerst betrachten.

Ein Blick auf die Textfig. 4 zeigt uns eine mächtig entwickelte Ventralplatte, die leicht aus einer typischen Ventralplatte (Fig. 16, Taf. 11), wie wir sie an den mittleren Segmenten finden, abzuleiten ist. Die beiden seitlichen hinteren Höcker stellen die

in die Länge gewachsenen hinteren Ecken einer gewöhnlichen Ventralplatte dar. Die beiden seitlichen vorderen Höcker kann man sich aus der Vorderkante der Ventralplatte entstanden denken. Der papillöse hintere mittlere und vordere mittlere Höcker leitet sich unschwer aus einer Längsstreckung und Differenzierung des Höckers ab, welchen man auf Fig. 16 (Taf. 11) zwischen beiden Coxen sieht. Außerdem ist noch eine papillöse Kante *(k)* zu erwähnen, an deren Außenseite das Stigma mündet. Zwischen den beiden hinteren seitlichen und dem mittleren hinteren Höcker bemerkt man 2 stark pigmentierte Stellen. Sie bezeichnen die eingeschmolzenen Hüften, welche auf Fig. 15 (Taf. 11) noch deutlich von der Ventralplatte getrennt sind und weitere Rudimente *(Br)* tragen, die je mit einer Borste versehen sind. Verhoeff spricht die beiden vorderen seitlichen Höcker als Beinrudimente an und sagt darüber auf S. 205 seines IV. Aufsatzes im Archiv f. Naturgesch. 1896 folgendes:

„Da von den hinteren Extremitäten des 7. Doppelringes sonst nichts zu sehen ist, von den beschriebenen 6 Höckern aber nur die paarigen in Betracht kommen und von diesen wieder die hinteren durch nichts auf Gliedmaßenreste hinweisen, so ist es nur möglich, die vorderen seitlichen Höcker als Rudimente des hinteren Beinpaares aufzufassen. Muskeln gehen allerdings nicht mehr heran, aber ihre zylindroide Kegelgestalt, ihre Lage nahe an den Tracheentaschen, das Vorkommen einer häutigen Stelle an ihrer Basis bei manchen Individuen oder ihr kappenartiges Abspringen genau an dieser Basalstelle bei anderen Individuen (wenn mit dem Deckglas ein leichter Druck ausgeübt wird), endlich die später folgenden Vergleiche mit anderen Formen lassen keinen Zweifel aufkommen, daß diese Höcker Beinrudimente sind.“

Ich kann mich dieser Meinung des Autors nicht anschließen. Gerade die Lage nahe an den Tracheentaschen spricht gegen eine solche Annahme. Eine Annäherung der Extremität an die Tracheentasche, welche sogar zur Verschmelzung beider führen kann, wie wir das beim ersten Gonopoden finden werden, ist doch nur möglich bei einer in Rückbildung begriffenen Ventralplatte, nicht aber bei deren Vergrößerung und weiteren Differenzierung. Allein die durch Pigment ausgezeichneten Stellen sind als Beinrudimente aufzufassen. Es spricht für eine solche morphologische Deutung:

1) die Lage, welche genau der Ursprungsstelle eines gewöhnliches Beinpaares entspricht,

2) die Ausmündung der hinteren Prostatadrüsen, welche als Homologa von Coxalsäcken gelten,

3) das Auftreten von weiteren Rudimenten (Fig. 15, Taf. 11).

Auch des Autors Abbildung 40 Taf. XIII der hinteren Ventralplatte des Kopulationsringes von Craspedosoma Canestrinii spricht für eine solche Auffassung und stellt ein schönes Uebergangsstadium zu Craspedosoma simile dar (vgl. Textfig. 5). Die beborsteten Seitenhöcker *(hs)* sind nicht zu homologisieren mit den Seitenhöckern bei simile, sondern als deutliche Beinrudimente aufzufassen. Im Einklang mit der größeren Deutlichkeit der Beinrudimente steht die schwächere Ausbildung der vorderen Seitenhöcker *(vs)*.

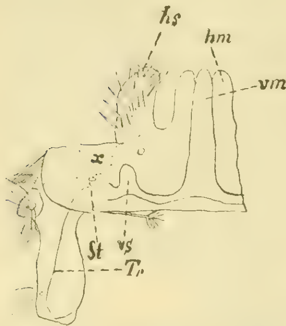


Fig. 5. Hintere Ventralplatte von Craspedosoma Canestrinii nach Verhoeff. *hs* hinterer seitlicher Höcker, *hm* hinterer mittlerer Höcker, *vm* vorderer mittlerer Höcker, *vs* vorderer seitlicher Höcker, *St* Stigma, *Tr* Tracheentasche.

Viel kompliziertere Verhältnisse treten uns bei der Betrachtung der vorderen Gonopoden entgegen. Am hinteren Segment des Kopulationsringes fanden wir eine stark differenzierte Ventralplatte und fast vollständig reduzierte Gonopoden. Am vorderen Segment begegnen wir stark metamorphosierten Extremitäten und einer reduzierten Ventralplatte. Wir sehen also, daß beide Teile, Ventralplatte und Gonopod, in Korrelation miteinander stehen. Auch bei der Betrachtung der Kopulationsorgane von Heteroporatia werden wir dieser Erscheinung wieder begegnen. Verhoeff unterscheidet am vorderen Gonopoden von Craspedosoma innere und äußere Stücke. Die beiden äußeren Teile, die Greifhaken (Textfig. 3 *fe*), stellen die Femoroide dar, welche mit den Tracheentaschen zum Cheiroid verschmolzen sind. In den beiden inneren Stücken haben wir die stark metamorphosierten Coxen vor uns, welche in der Mitte zum Syncoxid verschmolzen und durch die Mündung von Coxaldrüsen, die Pseudoflagella und Coxalmuskeln, deutlich charakterisiert sind. Eine genaue Beschreibung dieses äußerst komplizierten Apparates würde hier viel zu weit führen. Ich verweise auf Verhoeffs zahlreiche Detailbilder und seine eingehende Erörterung im IV. Aufsatz des Archivs f. Naturgesch., 1896. Der verwickelte Bau der Kopulationsfüße von Craspedosoma simile läßt sich durch zahlreiche Uebergangsstadien auf einfachere Verhältnisse zurückführen. Es sei mir gestattet, einige interessante Zwischenglieder anzuführen. Verhoeff (57) hat eine Entomobielzia beschrieben, die am zweiten Ring des Kopulationssegments noch

ein 5-gliederiges Bein besitzt, welches mit Endkralle und Krallenmuskel ausgerüstet ist. Wir finden hier also noch ganz deutliche Anklänge an ein typisches Laufbeinpaar. Craspedosoma Canestrinii haben wir schon als eine Uebergangsform kennen gelernt (p. 240).

Schwieriger ist die morphologische Deutung der vorderen Gonopoden, da wir es hier mit phylogenetisch älteren Differenzierungen zu tun haben, was sich auch in der Entwickelungsgeschichte ausprägt. Uebergänge zu Laufbeinen fehlen bei erwachsenen Individuen vollkommen. Bei den primitiveren Formen sind aber die Coxen noch getrennt, die Pseudoflagella nur als unbedeutende Fortsätze entwickelt, oder es ist die Verschmelzung von Femoralabschnitt und Tracheentasche unterblieben und noch eine deutliche Ventralplatte zu erkennen. Eine äußerst interessante vergleichende Betrachtung dieser Verhältnisse findet man in Verhoeffs VII. Aufsatz Arch. f. Naturgesch. 1899.

Läßt schon die vergleichende morphologische Betrachtung über die Entstehung der Gonopoden aus Laufbeinen keinen Zweifel, so haben wir eine wertvolle Bestätigung dieser Ansicht in der Entwickelungsgeschichte, welche auch über das verschiedene phylogenetische Alter beider Gonopoden Aufschluß gibt. Auf einem Entwickelungsstadium mit 23 Segmenten kann man noch nichts von Gonopoden wahrnehmen. Das 7. Rumpfsegment trägt 2 Paar normale Laufbeine. Bei einem Männchen mit 26 Segmenten fallen am vorderen Segment des Kopulationsringes 2 dunkel pigmentierte Knöpfchen auf, welche das Reduktionsgebiet[1]) des früheren Beinpaares darstellen. Fig. 29 (Taf. 12) zeigt einen Sagittalschnitt durch diesen im Entstehen begriffenen vorderen Gonopoden. Man sieht eine mächtig verdickte Hypodermis. Im Innern der Hypodermisfalte ist es schon zur Differenzierung von Muskelfasern gekommen. Auch der Querschnitt des inneren Astes der Tracheentasche, welcher deutlich ein Lumen erkennen läßt, zeigt embryonales Gewebe. Vor der Anlage des Kopulationsfußes sieht man die stark reduzierte Ventralplatte. Ich konnte auf diesem Stadium ein Stigma nachweisen und eine vollkommen ausgebildete Tracheentasche, welche an ihrer Basis auch zahlreiche Tracheen entsendet.

1) Solche Pigmentanhäufungen, welche für Reduktionsstellen überhaupt charakteristisch sind, treten auch auf, wenn man Glieder von einer Extremität abtrennt. Ich halte diese Pigmentansammlungen für eine Art Wundgewebe.

Aus dem oberen Abschnitt der starken Hypodermisfalte entwickelt sich das Syncoxid, während der untere, durch eine Chitineinschnürung markierte Teil den Femoralabschnitt darstellt. Es folgt dann der deutlich abgetrennte Rest der übrigen Glieder, welcher durch dunkles Pigment ausgezeichnet ist.

Auf dem darauffolgenden Stadium mit 28 Segmenten sind die Verhältnisse weniger klar infolge der fortschreitenden Differenzierung. Die Pigmentanhäufungen sind verschwunden. Man bemerkt jederseits 2 Höcker, welche bei Behandlung mit Glyzerin die weitgehende Umbildung der Hypodermis erkennen lassen. Deutlich kann man die Abschnitte unterscheiden, welche später zur Ausbildung der Greifhaken führen. Mit dieser weiteren Differenzierung geht eine Reduktion der Tracheentasche einher. Es fehlt ein Lumen der Tracheentasche, sowie der innere Ast; auch sind keine Tracheen mehr nachzuweisen. Das hintere Segment zeigt noch ein normales Beinpaar, normale Ventralplatte und Tracheentasche. Erst bei der nächsten Häutung, also beim ausgewachsenen Tier mit 30 Segmenten, tritt die stark metamorphosierte Ventralplatte mit den fast vollkommen reduzierten Gonopoden auf (siehe Textfig. 4).

Wir sehen also, daß die Anlagen der vorderen Gonopoden 2 Etappen früher in der Entwickelungsgeschichte auftreten als die Umwandlungen am hinteren Segment. Dieser große zeitliche Unterschied im Auftreten der Gonopoden läßt sich nur erklären durch das höhere phylogenetische Alter der vorderen Kopulationsfüße. Es spricht für eine solche Annahme auch ihre außerordentliche Kompliziertheit und ihre weite Verbreitung. Kopulationsfüße fehlen unter den Diplopoden nur den Polyxeniden. Die Polydesmiden und Lysiopetaliden besitzen nur vordere Gonopoden. Bei den Familien der Polyzoniiden, Iuliden und Chordeumiden treten auch hintere Gonopoden auf. Endlich bei den Chordeuminae wurden auch das hintere Beinpaar des 6. und das vordere des 8. Segments in den Dienst der Kopulation gestellt.

Wie bei den hinteren Gonopoden die Metamorphose erst bei der letzten Häutung auftritt, so müssen wir das ursprünglich auch für die vorderen annehmen. Es erfolgte zunächst eine Rückbildung der Tarsen, dann der übrigen Glieder. Auf Kosten der reduzierten Abschnitte differenzierten sich Coxa und Femur. Mit der zunehmenden Komplikation wurde dann deren Umbildung in immer frühere Entwickelungsstadien verlegt und der ganze Reduktionsprozeß stark verkürzt. Nur die Pigmentanhäufungen

auf einem Entwickelungsstadium mit 26 Segmenten zeigen uns noch Beziehungen zu gewöhnlichen Laufbeinen. Uebergänge von gewöhnlichen Extremitäten zu vorderen Gonopoden sind also nur auf einem früheren Stadium der Entwickelung zu erwarten, nicht beim erwachsenen Tier.

Außer durch die Gonopoden des 7. Segments sind die Männchen von Craspedosoma noch durch eine Reihe anderer Merkmale ausgezeichnet, welche man als sekundäre Geschlechtscharaktere zusammenfassen kann. So ist beim Männchen vom 5.—7. Beinpaare die Sohle des Endgliedes mit kleinen Borsten besetzt. Diese Beinpaare sind auch etwas kräftiger entwickelt als die übrigen und dienen zur Umklammerung des Weibchens bei der Begattung. Die Vasa deferentia münden an den Coxen des 2. Beinpaares (Textfig. 2) in 2 Hautausstülpungen, die man als Ruten bezeichnet. Sie dienen zur Uebertragung der Spermazellen in die beiden Hüftsäckchen des 8. und 9. Beinpaares am 8. Segment. Es geschieht dies in der Weise, daß das Männchen seinen Vorderkörper ventralwärts krümmt, wodurch die Ruten mit den ausgestülpten Coxalsäckchen in Berührung kommen, so daß das Sperma leicht auf letztere übertragen werden kann. Von diesen Hüftsäckchen gelangt das Sperma dann in den Grannenapparat (Textfig. 3 *g*), von welchem es auf die Vulven übertragen wird.

Eine genaue Beschreibung der Vulven von Craspedosoma behalte ich mir für später vor. Vorläufig möchte ich nur einiges über ihre morphologische Bedeutung sagen. Fig. 21 (Taf. 12) stellt einen Sagittalschnitt durch die Vulva dar. Man sieht den Eingang in den Ovidukt und 4 Receptacula seminis in ganzer Länge getroffen. Verhoeff hat zuerst den Gedanken ausgesprochen, daß die Vulven aus einem umgebildeten Beinpaar hervorgegangen sind. Für diese Auffassung möchte ich folgende Argumente anführen:

1) das Auftreten von Muskeln in den Vulven, welche den Beinmuskeln entsprechen,

2) die starke Beborstung, welche für Beinglieder charakteristisch ist,

3) die deutliche Zusammensetzung der Vulven aus 2 Gliedern (wahrscheinlich Coxa und Femur), und

4) 2 mächtige Drüsen, welche in die Vulven münden, die ich wegen ihrer großen Aehnlichkeit mit den Prostatadrüsen an den Kopulationsfüßen für umgebildete Coxalsäckchen halte (vgl. p. 264).

Im Anschluß an die Gonopoden von Craspedosoma simile will ich die Kopulationsfüße einer Heteroporatia besprechen, die ich in der Umgebung von Jena gefunden habe. Diese Heteroporatia unterscheidet sich von der Heteroporatia bosniense, welche man hier gewöhnlich findet, durch ihre schwarzbraune Färbung und ihre bedeutendere Größe. Eine genaue Untersuchung der Kopulationsfüße ergab, daß wir es mit einer der Heteroporatia simile (Attems) verwandten Form zu tun haben. Sie ist deutlich charakterisiert durch einen zahnartigen Fortsatz des Rinnenblattes. Ich will die Form Heteroporatia macrodon[1]) nennen.

Wie bei Craspedosoma, so wollen wir auch hier wegen des einfacheren Baues den hinteren Gonopoden zuerst betrachten. Fig. 12 (Taf. 11) gibt ein Bild des hinteren Gonopodenpaares von Heteroporatia macrodon. Man sieht die deutlich ausgebildete Ventralplatte, in deren Seitengruben je ein Stigma mündet. Die Tracheentaschen und die Chitinleisten zum Ansatz von Muskulatur sind gut entwickelt. Von den Tracheentaschen gehen an der Basis und am oberen Ende Bündel von Tracheen ab, von denen das untere das stärkere ist. Die beiden Coxen, welche in der Mitte durch eine Brücke verbunden sind, tragen 2 Pseudoflagellen, die am Ende ein Widerhäkchen erkennen lassen und in deren Grunde der Ausführkanal einer Coxaldrüse eintritt, welcher an der Krümmungsstelle des Pseudoflagellums mündet. Die Femoralabschnitte sind deutlich von den Coxen getrennt und dicht mit kleinen Borsten besetzt. An ihrer Basis, und zwar an der Außenseite, stehen kräftigere Tastborsten. Das obere Ende ist an der Außenseite in einen Zipfel ausgezogen, der starke Tastborsten trägt, welche an der Spitze nach innen neigen. Am Grunde der Femoroide sind noch starke Pigmentanhäufungen zu beobachten, die ja für Reduktionsstellen charakteristisch sind, und welche wohl darauf hinweisen, daß die Metamorphose erst bei der letzten Häutung sich vollzogen hat. Verhoeff sieht diesen Abschnitt der hinteren Gonopoden von Heteroporatia in seinem VIII. Aufsatz im Arch. f. Naturgesch. 1899 für einen ausgestalteten Teil der Coxa an, da er endwärts liegt und bei anderen Formen, z. B. bei Chordeuma, Microchordeuma und Hylebainosoma der Femoralabschnitt an der Außenfläche ansitzt. Es ist hier aber zu berücksichtigen, daß bei diesen an der Innenfläche der Coxa verschiedene Fortsätze auftreten, welche den Femoralabschnitt nach

1) μακρός groß, ὀδούς Zahn.

außen drängen. Wir sahen ja ein ähnliches Verhalten auch bei den vorderen Gonopoden von Craspedosoma, wo durch die starke Entwickelung der Coxen die Femora zur Seite gedrängt wurden und sogar mit den Tracheentaschen verschmolzen sind. Bei Heteroporatia fehlen solche Gebilde, so daß wir sehr wohl an dieser Stelle die Femora erwarten dürfen. Auch das Auftreten von Pigment, die deutliche Abgrenzung von den Coxen und vor allem die für Femora so charakteristische Beborstung sprechen für eine solche Annahme.

Größere Unterschiede von Heteroporatia simile als beim zweiten Gonopoden finden sich bei dem komplizierteren ersten. Fig. 14 (Taf. 11) gibt ein Bild des ersten Kopulationsfußes der Heteroporatia macrodon von innen, Fig. 13 (Taf. 11) ein solches von Heteroporatia simile (Attems). Das Ende des Rinnenblattes von Heteroporatia macrodon (Fig. 14 *Ri*), welches sich durch eine starke Beborstung auszeichnet, läßt 3 Zipfel erkennen, von welchen der mittlere am längsten und hakenförmig gebogen ist. An der Spitze desselben treten die langen Geißelhaare des Pseudoflagellums hervor, welches im Rinnenblatte verborgen, auf der Zeichnung aber herauspräpariert ist. Außerdem sah ich noch 2 Zapfen *(x, y)*. An der Basis des Rinnenblattes entspringen 2 Fortsätze, von denen der äußere *(h)* der größere ist. Etwas oberhalb der Mitte nimmt ein mächtiger Zahn *(z)*, der sich medianwärts wendet, seinen Ursprung.

Vergleichen wir hiermit die Fig. 13 von simile, so fallen die Unterschiede sofort in die Augen. An Stelle des Fortsatzes *(h)* finden wir einen langen Spieß, den man für eine Geißel halten könnte. Der stark entwickelte Zahn *(z)* ist durch einen unbedeutenden Fortsatz des Rinnenblattes vertreten. Auch die Beborstung des Pseudoflagellums *(psf)* ist eine andere. In der Beschaffenheit des freien Pseudoflagellums (psf_2) stimmen beide überein.

Attems (1) gibt in seinen Myriopoden Steiermarks Fig. 34 (Taf. II) eine Abbildung der vorderen Gonopoden der Heteroporatia simile von außen, welche aber nach meinen Untersuchungen an 2 Exemplaren, die ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Verhoeff verdankte, einer dringenden Verbesserung bedürftig ist.

Zur Biologie von Craspedosoma simile.

Von der Biologie der Craspedosomatidae hat man nur eine unzureichende Kenntnis. Der Grund hierfür liegt einesteils in

dem seltenen Vorkommen, anderenteils in der außerordentlichen Empfindlichkeit dieser Tiere in der Gefangenschaft. Die meisten Zuchtversuche sind bisher fehlgeschlagen, so daß sich unsere entwickelungsgeschichtlichen Kenntnisse nur auf zufällig im Freien erbeutete Jugendstadien beziehen. Mit Hilfe der hier und da in der Literatur zerstreuten, zum Teil sich widersprechenden Angaben und auf Grund meiner eigenen Beobachtungen will ich im folgenden versuchen, ein etwas klareres Bild von den Lebensverhältnissen zu geben, speziell von Craspedosoma simile.

Die Craspedosomatidae sind lichtscheue Tiere, welche eine versteckte, vorwiegend nächtliche Lebensweise führen. Man findet sie nur an schattigen, ganz besonders feuchten Stellen unter moderndem Laub, feuchtem Moos oder in dichtem Grase. Craspedosoma und Heteroporatia hausen mit besonderer Vorliebe auch unter Rinden und morschen Zweigen, die auf dem Waldboden umherliegen. Diesen Umstand kann man benutzen, um leicht in den Besitz dieser Tiere zu kommen (siehe p. 227).

Die geologische Beschaffenheit des Ortes scheint für die Verbreitung der Craspedosomatiden keine Rolle zu spielen. Ich konnte sie allerdings nur auf kalkreichem Boden nachweisen, am Südabhang des Kyffhäusers, welcher von Zechstein gebildet wird und in der Umgebung von Jena, welche der Muschelkalkformation angehört, doch erwähnt Verhoeff [1]) ein reiches Vorkommnis von Atractosoma athesinum „an feuchten Plätzen unweit des Neckar unter Trümmern des roten Sandsteins".

Das Vorkommen der Craspedosomatiden ist gebunden an den Wald. Beliebte Aufenthaltsorte sind bewaldete Schluchten und feuchte, mit Laub bedeckte Gräben am Waldesrande oder an Waldwegen, die von Corylus, Fagus und Acer beschattet werden. An solchen Stellen findet man sie zahlreicher, oft in Kolonien lebend, während man in der Umgebung vergeblich nach ihnen sucht. Dies gilt besonders von Heteroporatia und Craspedosoma. Nur bei feuchter Witterung gelang es mir, wenige Exemplare zerstreut im Buschwald von Corylus oder im Buchenhochwald unter abgebrochenen Zweigen und Rinden nachzuweisen. Am Kyffhäuser ist Craspedosoma der häufigste Vertreter unserer Familie. Besonders günstige Fundorte sind die Gräben der Ratsfeldchaussee und höher gelegene Waldwege. In der Umgebung von Jena ist Heteroporatia bosniense zwar weit verbreitet, doch meist nur in

1) Verhoeff, K. W., Diplopoden Rheinpreußens, 1896, p. 255.

wenigen Exemplaren anzutreffen. Ich wies es nach in den Schluchten des Landgrafen, im Mühltal und im Tautenburger Forst, wo ich auch Heteroporatia macrodon fand. Der günstigste Fundort für Chordeuma ist der Waldsaum längs des Leutrabaches im Mühltal. Craspedosoma ist in der Umgebung von Jena außerordentlich selten anzutreffen. Ich konnte es trotz eifrigen Bemühens nirgends in den bewaldeten Tälern nachweisen, wo ich Heteroporatia und Chordeuma gefunden habe. Die einzige Fundstelle ist das Plateau des Forstes, wo ich auf mehreren Exkursionen ungefähr 15 Stück erbeutete. Dieses Vorkommnis und auch die Fundstellen am Kyffhäuser sind recht bemerkenswert. Sie zeigen die große Vorliebe von Craspedosoma für höher gelegene Orte, welche Erscheinung in der weitgehenden Widerstandsfähigkeit gegen Kälte ihre Erklärung findet. Es kann uns daher nicht wundern, daß diese Gattung in den Alpen weit verbreitet ist und von allen Diplopoden unter den Alpentieren die meisten Vertreter stellt. Verhoeff beobachtete Craspedosoma oribates im Monte-Rosa-Gebiet noch in einer Höhe von 2800 m, also oberhalb der Baumgrenze.

Am Tage halten sich die Tiere in ihren Verstecken zurück, während sie des Nachts herumvagabundieren. Nur selten konnte ich auf meinen Exkursionen ein Craspedosoma oder Heteroporatia herumstreifen sehen. Auch in meinen Terrarien waren am Tage nur wenige Tiere zu beobachten, während sich beim Eintreten der Dunkelheit ein reges Leben und Treiben entwickelte. Es wird wohl zum Teil auch der größere Feuchtigkeitsgehalt der Luft sein, welcher die Tiere in der Nacht aus ihren Verstecken hervorlockt. Die verborgene Lebensweise und das große Bedürfnis nach Feuchtigkeit erklären auch die Tatsache, daß von allen Myriapoden nächst den blinden Polydesmiden die Craspedosomatiden unter den Höhlentieren am zahlreichsten vertreten sind.

Wir haben gesehen, daß das Vorkommen der Craspedosomatiden auf den Wald beschränkt ist und auch da nur auf ganz bestimmte Stellen. Die Möglichkeit der Ausbreitung ist gering. An ein Verschlepptwerden durch größere Tiere ist bei der versteckten Lebensweise wohl kaum zu denken. Höchstens könnte ein Raubvogel beim Nestbau einen Zweig davontragen, welcher zufällig ein befruchtetes Weibchen birgt. Die fast einzige Möglichkeit einer passiven Verbreitung besteht darin, daß bei heftigen Regengüssen Zweige, Rinden oder kleinere Baumstämme, welche sie sich gerade zum Versteck ausersehen haben, mit fortgeführt werden oder daß Bäche und Flüsse solche Holzteile talabwärts tragen.

Trotzdem die Craspedosomatiden recht lebhafte Tierchen sind, welche zuweilen bei feuchter Witterung auch Kräuter und kleinere Sträucher besteigen, so ist die aktive Verbreitung doch nur eine recht langsame.

Bedenken wir, daß sie sich von vegetabilischen Zerfallstoffen nähren, so wird Nahrungsmangel in unseren Wäldern kaum eintreten und sie zu Wanderungen veranlassen können. Wohl aber werden sie zur Zeit der Fortpflanzung zum Vagabundieren angeregt, um das andere Geschlecht aufzusuchen, und hierbei werden sie offenbar vom Geruchssinn geleitet, der in den Antennen lokalisiert ist. Wie sollten sonst die blinden Formen und die Höhlentiere sich orientieren können. Auch auf diesen Wanderungen sind sie auf bestimmte Regionen angewiesen durch ihre außerordentliche Empfindlichkeit gegen Wärme und Trockenheit. An heißen Tagen ist es aussichtslos, nach ihnen zu suchen, da sie sich in ihre kühlen, feuchten Verstecke zurückziehen, wo sie nur schwer aufzufinden sind, und bei meinen ersten Zuchtversuchen verlor ich eine Menge Tiere, weil ich ihren Aufenthaltsort zu trocken ließ. Ich habe schon erwähnt (p. 227), daß man beim Sammeln von Material am besten den Morgen benutzt, wenn die Sonnenstrahlen ihre Wirkung noch nicht getan. Dieses große Bedürfnis nach Feuchtigkeit ist eine Folge der primitiveren Gliederung, denn wir finden bei ihnen noch freie Ventralplatten, welche eine größere Verdunstung ermöglichen als das geschlossene Chitinkleid der Polydesmiden und der dicke Chitinpanzer der Glomeriden und Juliden.

Felder, Heiden, Wiesen und kahle Bergrücken, welche keinen Schutz gegen die Sonnenstrahlen bieten, sind daher für sie unüberschreitbare Schranken. Nur unter besonders günstigen Bedingungen können sie solche Gebiete überschreiten, z. B. bei feuchter Witterung oder im Herbst, wenn eine dicke Laubdecke den Boden bedeckt. Wir sehen also, daß die geringe aktive Verbreitung und die Anforderungen an bestimmte physikalische Bedingungen (Feuchtigkeit, geringe Wärme und wenig Licht) leicht zu einer geographischen Isolierung führen können, welche eine Kreuzung mit den abgetrennten Artgenossen verhindert. Diese leichte Isolierung ist der Grund für den außerordentlichen Artenreichtum der Craspedosomatiden, welcher nur noch von den nächsten Verwandten, den Chordeumiden, erreicht wird.

Die Unempfindlichkeit gegen Kälte wurde schon erwähnt, als von der Verbreitung die Rede war. Ich fand Craspedosoma noch im Dezember und Januar direkt unter der Schneedecke und den

angefrorenen Rinden, welche mir im Herbst zum Einfangen gedient hatten. Die Tierchen ziehen sich also während des Winters nicht tief in die Erde zurück, wie die meisten anderen Diplopoden.

Craspedosoma ernährt sich hauptsächlich von dem weichen Parenchym faulender Blätter, von morschem Holz und anderen vegetabilischen Zerfallstoffen. Aber auch frische pflanzliche Kost wird nicht verschmäht. So beobachtete Verhoeff[1]) auf den Blättern von Anthriscus, Galeopsis und Rubus eine größere Anzahl von Atractosoma athesinum, welche das Blattparenchym von oben her ausnagten. In meinen Behältern machte ich die Beobachtung, daß Heteroporatia und Craspedosoma besonders gern die grünen Algen auf frisch gesammelten Rinden verzehren. Uebergoß ich Rinden, welche schon längere Zeit in den Behältern gelegen hatten, mit Honigwasser, so sammelten sich innerhalb kurzer Zeit eine Menge von Tierchen an, welche die mit der Flüssigkeit durchtränkten Gewebe abnagten. Die mikroskopische Untersuchung des Darmkanals zeigt, daß er angefüllt ist von einer Menge pflanzlicher Gewebereste. Ich konnte darin nachweisen Brocken von Blatt- und Rindenparenchym, Pilzhyphen und Pilzsporen. Bei den im Herbst gesammelten Exemplaren fand ich auch eine Menge Teleutosporen von Rostpilzen, welche wohl zufällig mit der Nahrung aufgenommen wurden.

Die Craspedosomatiden werden von einer ganzen Reihe von Parasiten heimgesucht, welche bei der geselligen Lebensweise der Tiere leicht übertragen werden können. Im Mitteldarm kann man oft eine große Menge von Gregarinen wahrnehmen, welche zum Teil frei, zum Teil mit dem Epimerit in den Zellen des Epithels befestigt sind. Außerdem kommen junge Nematoden darin vor. Verhoeff[2]) fand in einem nahen Verwandten unserer Familie, einem Chordeuma, die Larve eines Dipters[3]).

Als Ektoparasiten kommen Milben vor, welche man besonders am Kopf und den vorderen Beinpaaren findet. Ich beobachtete

1) Verhoeff, K. W., Aphorismen zur Biologie, Morphologie, Gattungs- und Artsystematik der Diplopoden. Zool. Anz., 1895, p. 203.

2) Verhoeff, K. W., Diplopoden Rheinpreußens, 1896, p. 194.

3) Ich konnte drei dieser gefährlichen Feinde, welche mit vier Querreihen von Chitinhäkchen besetzt sind, in einem Iulus auf Schnitten nachweisen, wo sie auch von Haase gefunden worden sind. Sie scheinen bei Iulus häufig vorzukommen. Da man die Imagines noch nicht kennt, so dürften sich Iuliden vielleicht zu näheren Untersuchungen und Zuchtversuchen des Parasiten eignen.

in meinen Behältern, daß die Craspedosomen den anhaftenden Schmutz entfernen, indem sie mit der Mundöffnung die Körperoberfläche betupfen, wobei die Mandibeln sich gegeneinander bewegen. Die Beine werden, vorn beginnend, eins nach dem anderen auf diese Weise von den anhaftenden Partikelchen befreit. Die vorderen Segmente und Beinpaare können von der Mundöffnung nicht erreicht werden; sie zeigen infolgedessen auch oft nicht den Glanz und die Pflege des übrigen Körpers. Da die Milben am mittleren und hinteren Teil des Rumpfes weniger anzutreffen sind, so werden sie vielleicht durch die Bewegungen der Mandibeln entfernt. Von den Parasiten, welche am Kopf und den vorderen Segmenten festsitzen, können sich die Tierchen höchstens durch eine Häutung befreien.

Unter den pflanzlichen Parasiten sind die Schimmelpilze zu erwähnen, welche sich besonders bei Zuchtversuchen recht unangenehm bemerkbar machen, da sie die Eier zerstören und auch den jungen Larven verderblich werden.

Von den äußeren Feinden, welche den Diplopoden nachstellen, nennt vom Rath[1]) die Spinnen. Sie verzehren Polyxeniden und werden höchstwahrscheinlich auch den Craspedosomatiden gefährlich. Interessant sind folgende Beobachtungen und Mitteilungen Verhoeffs[2]):

„Die meisten Diplopoden besitzen zahlreiche Giftdrüsen, welche sie für andere Tiere unschmackhaft machen sollen. Daß diese aber nicht alle Tiere abschrecken, habe ich mehrfach festgestellt. So wird Iulus frisius von Bufo vulgaris verschlungen, in dessen Magen ich viele Exemplare antraf, Ocypus-Larven fallen selbst über die größeren, sehr giftreichen Pachyiulus her, um sie zu zerschneiden und auszusaugen. Jedenfalls sind die Feinde der Diplopoden viel zahlreicher, als man jetzt weiß, und ich zweifle nicht, daß auch manche Vögel beim Laubdurchwühlen Diplopoden auflesen."

Beobachtungen über die Vögel im Freien liegen bisher nicht vor. Für eine solche Annahme sprechen aber meine Versuche, welche ich mit Kohlmeisen, Sumpfmeisen, Dompfaff, Amsel, Rotkehlchen und Baumkleiber anstellte. Bei den Fütterungsversuchen

---

1) vom Rath, Otto, Zur Biologie der Diplopoden. Ber. der naturf. Ges. zu Freiburg i. Br., 1891, p. 30.

2) Verhoeff, K. W., Diplopoden Rheinpreußens, 1896, p. 194.

verfuhr ich so, daß ich die Diplopoden in einem Glasschälchen in den Bauer stellte, ohne das Futter zu entfernen.

Verschmäht wurden sie nur von den Sumpfmeisen. Die Kohlmeisen verzehrten Heteroporatia, Craspedosoma und Iuliden mit einem weniger harten Chitinpanzer, z. B. Iulus belgicus. Strongylosoma und größere Iuliden wurden nur angehackt oder nur zum Teil gefressen. Auch das Rotkehlchen und der Baumkleiber konnten nur kleinere Diplopoden mit einem weniger harten Chitinkleid bewältigen. Der Baumkleiber zerhackte auch Iulus, doch bin ich sicher, daß ein solcher in der Natur durch seine heftigen schlängelnden Bewegungen dem Angreifer entronnen wäre. Dem Dompfaff und der Amsel machte das Chitin der Iuliden keine Schwierigkeiten. Besonders die Amsel verzehrte neben Heteroporatia und Craspedosoma noch eine ganze Anzahl Iulus.

Wir haben soeben einige der gewiß recht zahlreichen Feinde kennen gelernt, die das Leben der Diplopoden bedrohen. Jetzt wollen wir unsere Aufmerksamkeit den Schutzmitteln zuwenden, mit denen die Natur sie ausgestattet hat, besonders unsere Familie, die Craspedosomatiden.

Der einfachste und zugleich ein recht wirksamer Schutz ist die versteckte Lebensweise, welche sie den Nachstellungen ihrer Feinde entzieht. Die Wichtigkeit des harten Chitinpanzers mit den Kalkeinlagerungen haben wir schon kennen gelernt. Er setzt die Verdunstung herab und bietet einen Schutz gegen äußere Angriffe, besonders gegen räuberische Arthropoden wird er sich bewähren. Mit Recht macht VERHOEFF [1]) auch aufmerksam auf: „die Duplikaturen am Hinterrande der Hinterringe der Doppelsegmente, welche nicht nur die weichen Intersegmentalhäute, sondern auch noch das vordere Gebiet der Vorderringe schützend bedecken“ und auf „die große Glätte des Integumentes, welche verhindert, daß das Ansetzen von Kneipzangen der Feinde mit Leichtigkeit geschehen kann.“

Von Vorteil ist auch das spiralige Einrollen, wodurch die Tierchen ihren Feinden nicht nur weniger Angriffspunkte bieten, sondern auch leicht in eine rollende Bewegung kommen und so entwischen. Beim Einsammeln der Tiere hat man oft Gelegenheit, die Wirksamkeit dieses Schutzmittels recht unangenehm zu empfinden.

---

1) VERHOEFF, K. W., Diplopoden Rheinpreußens, 1896, p. 202.

Die Craspedosomatiden entbehren der Wehrdrüsen, welche, wie wir gesehen haben, den Vögeln gegenüber keinen Schutz bedeuten, da bei letzteren das Geruchsvermögen und der Geschmack keine große Rolle spielen.

Dafür besitzen aber die Tierchen eine ausgezeichnete Schutzfärbung, so daß sie leicht der Beobachtung entgehen können. Auffällige Zeichnungen, wie bei den Glomeriden und Iuliden, fehlen vollkommen. Es herrschen die graugelben und graubraunen Farbentöne des welken Laubes und alter Rinden vor, welche auch gemischt sein können und zu einer vollständigen Auflösung des Tierkörpers in die Farben der Umgebung führen. Selbst von einem geübten Auge können sie sehr leicht übersehen werden.

Wenn die Craspedosomatiden trotzdem so selten anzutreffen sind, so kann man die Gründe hierfür nur suchen in den schädlichen Einflüssen physikalischer Bedingungen (zu großer Wärme und Trockenheit), gegen welche die Tierchen sehr empfindlich sind und welche die jungen Larven noch mehr vernichten wie die ausgewachsenen Tiere.

Recht interessant sind die Fortpflanzungserscheinungen von Craspedosoma, über welche leider nur wenig Angaben in der Literatur zu finden sind. Lange Zeit hindurch kannte man nur die geschlechtsreifen Tiere, während die Entwickelungsformen wegen ihres ganz anderen Aussehens zur Gattung Atractosoma gestellt wurden.

Die Zeit der Fortpflanzung der Craspedosomatiden ist der Herbst. Ich habe die Begattung der Tiere Ende September und im Oktober häufig beobachten können. Außerdem kann im Frühjahr eine Copula stattfinden, doch bekommt man in dieser Jahreszeit nur selten ein Pärchen zu sehen. Die Begattung vollzieht sich nach dem Schema, wie es von Fabre und vom Rath für Polydesmus beschrieben worden ist, indem die Tierchen sich ventral aneinanderlagern.

Verhoeff[1]) beschreibt diesen Vorgang folgendermaßen: „Die Unterstirn des ♂ wird gegen den Scheitel des ♀ gedrückt, beide umklammern sich mit ihren Beinen wechselseitig, hauptsächlich vorn und in der Mitte des Körpers. Das ♀ stülpt die Vulven bei der Copula zwischen die Gonopoden des ♂."

1) Verhoeff, K. W., Ueber Diplopoden 6 (26.) Aufsatz 1907, p. 278.

Die Eier der Craspedosomatiden werden in einem vom Weibchen gefertigten Nestchen abgelegt. Dieses wird nicht, wie bei Iulus und Polydesmus, aus Erde hergestellt, sondern aus einer feinen Seide gesponnen, welche von zwei Paar Drüsen herrührt, die am Analsegment münden. Die Eiablage erfolgt bei Craspedosoma im Mai, wie das schon Verhoeff vermutete. Ich konnte in dieser Jahreszeit in meinen Behältern einige Nestchen beobachten, welche auf Blättern befestigt waren und die eine große Aehnlichkeit mit den später zu erwähnenden Häutungskämmerchen zeigten.

Bei Heteroporatia bosniense konnte ich eine Eiablage im Herbst feststellen, 3—4 Wochen nach der Begattung. Am 1. November fand ich in einem meiner Behälter ein solches Nestchen von Heteroporatia bosniense. Es wird in der Erde angelegt und besteht aus einem feinen Gespinst von der Form eines Rotationsellipsoids. Im Innern bemerkte ich ein Paket von Eiern, welches wiederum von einem Gespinst umgeben war. Zwischen der inneren und äußeren Wand befindet sich also ein Luftraum, welcher wohl den Zweck hat, einerseits die Feuchtigkeit der Erde abzuhalten, andernteils das Austrocknen der Eier zu verhindern. Als ich das Nestchen bemerkte, war das Weibchen in den Kokon mit eingeschlossen und um das Eipaket eingerollt. Ich konnte es in dieser Lage noch einen halben Tag beobachten. Es findet also eine Art Brutpflege statt. Junge Larven erhielt ich leider nicht, trotz aller Vorsicht gingen die Eier bald durch Schimmelpilze zugrunde.

Dieser Befund könnte vermuten lassen, daß auch bei Craspedosoma im Herbst eine Eiablage stattfindet. Jedoch konnte eine solche bisher nicht nachgewiesen werden (Fabre, vom Rath). Auch der Umstand, das man immer nur eine Jugendform oder zwei aufeinanderfolgende Stadien findet, spricht dafür, daß nur einmal im Jahre eine Eiablage stattfindet.

Am Anfang des Sommers fand ich Individuen mit 19, 23 und 26 Segmenten, im August und Anfang September solche mit 28 Körperringen. Niemals fand ich im Juni, Juli und August geschlechtsreife Tiere, welche erst Ende September auftreten. Diese Erscheinung, welche auch Verhoeff mitteilt, ist nicht anders zu erklären, als daß die ausgewachsenen Individuen bald nach der Eiablage im Mai absterben. Die Craspedosomatiden erreichen also ein Alter von höchstens einem Jahre. Diese Tatsache ist beachtenswert, da man den Glomeriden, Polydesmiden und Iuliden ein höheres Alter, von mindestens 3 Jahren, zuschreibt. Die Jugend-

formen von Craspedosoma sind dem ausgewachsenen Tier recht unähnlich und wurden wegen der charakteristischen Seitenkiele der Gattung Atractosoma zugerechnet. In LATZELS Handbuch der Myriopoden der österreichisch-ungarischen Monarchie (Wien 1880 und 1884) sind sie beschrieben als Atractosoma athesinum. Schon dieser Autor neigte zur Annahme, daß Atractosoma athesinum die Jugendform zu Craspedosoma Rawlinsii sein könnte, da erstere nie geschlechtsreif, letztere nie in Entwickelungsstadien angetroffen wurden. In der Literatur fand ich diese Vermutung an verschiedenen Stellen ausgesprochen, ohne daß ein entsprechender Zuchtversuch unternommen worden wäre. Ich kann die Annahme bestätigen. In meinen Behältern konnte ich Ende September und Anfang Oktober die Entwickelung von Craspedosoma aus Atractosoma athesinum beobachten.

Zwecks der Häutung spinnt sich Craspedosoma, unter dem Laub verborgen, einen kleinen, weißen, kreisrunden, etwas abgeplatteten Cocon, welcher gewöhnlich auf einem Blatt befestigt ist. Im Terrarium kann man diese Nester, welche sonst dieselbe Beschaffenheit zeigen wie die Cocons zum Schutze der Eier, leicht beobachten. Aber auch im Freien kann man sie finden, besonders während der letzten Häutungsperiode, also Ende September und im Oktober. In einem solchen Nest ist das Tierchen spiralig eingerollt, so daß der Kopf im Zentrum liegt. Nach 6—8 Tagen schlüpft es aus seiner alten Haut heraus, welche dorsal zwischen Kopf und Halsschild verlassen wird. Das abgestreifte Chitinkleid, welches in Gestalt eines schneeweißen Schulpes in dem Nestchen wahrzunehmen ist, läßt bei genauerer Betrachtung alle chitinigen Teile erkennen: die Mundwerkzeuge, die Tracheen und die Tracheentaschen, sowie die Auskleidungen des Vorder- und Enddarms.

Erst wenn das neue Gewand etwas erhärtet ist, wird das geschützte Versteck verlassen. Die frisch gehäuteten Tiere zeichnen sich durch hellere Färbung aus. Erst allmählich werden sie dunkler und tritt die Zeichnung des Rückens deutlich hervor. Die Männchen sind größtenteils dunkler gefärbt als die Weibchen, so daß man von einem Dimorphismus der Geschlechter sprechen könnte.

Das Wachstum der Diplopoden erfolgt am Hinterende des Körpers, wo sich eine Knospungszone befindet. Bei jedem Häutungsprozeß werden vor dem Analsegment neue Körperringe und Beinpaare gebildet. Auf dem Sagittalschnitt (Fig. 30, Taf. 12) durch

das Hinterende eines Entwickelungsstadiums von Craspedosoma simile sieht man 6 solcher Beinanlagen. Es verdient hervorgehoben zu werden, daß auch die geschlechtsreifen Tiere, welche die konstante Zahl von 30 Segmenten aufweisen, noch die Anlagen von 4 Beinpaaren besitzen, welche aber nicht mehr zur Ausbildung kommen (Fig. 28, Taf. 12).

Der Darmkanal.

Der Darmkanal der Diplopoden zieht sich von der Mundöffnung ohne Windungen durch die Mittellinie des Körpers hindurch und mündet am Analsegment zwischen den Analklappen mit dem After nach außen. Nur bei den Glomeriden, welche einen recht kurzen Körper besitzen, ist er in eine Schlinge gelegt. Der Darmkanal besteht aus Vorderdarm oder Oesophagus, Mittel- und Enddarm. Der Mitteldarm ist der resorbierende Teil. Das Epithel des vorderen und des hinteren Abschnitts des Verdauungskanals ist mit einer Chitincuticula ausgekleidet, welche beim Häutungsprozeß im Zusammenhang mit der äußeren Hautbedeckung abgestreift und aus der Mundöffnung und dem After hervorgezogen wird.

Ueber den Darmkanal der Diplopoden liegen eine ganze Reihe von Untersuchungen vor von: Ramdohr (1811), Treviranus (1817), Visart (1894), Plateau (1878), Krug (1907), Effenberger (1908).

Der Verdauungskanal von Craspedosoma, über welchen ich keine Angaben in der Literatur finden konnte, zeigt eine große Aehnlichkeit mit dem Darmtraktus von Iulus, wie er durch Krug beschrieben worden ist.

1. Der Vorderdarm.

Der Vorderdarm, welcher mit einer ziemlich dicken Chitincuticula ausgekleidet ist, erstreckt sich von der Mundöffnung bis zum 5. Segment. Vorn bildet er die geräumige Mundhöhle, in welcher die Mandibeln liegen. Der an die Mundhöhle anschließende Oesophagus stellt eine enge Röhre dar, deren Lumen im hinteren Abschnitt durch 6 ziemlich regelmäßig in das Innere vorspringende Längssepten eingeengt wird (Fig. 26, Taf. 12).

Die Wandung des Vorderdarms besteht aus 3 Schichten:

1) einer inneren Chitincuticula,
2) dem Epithel,
3) einer äußeren Muscularis.

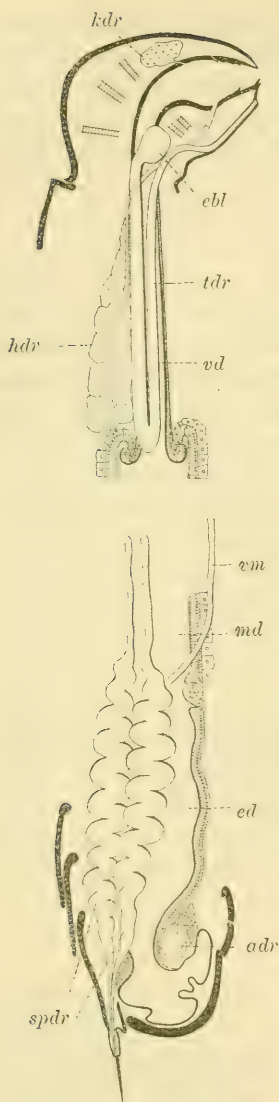


Fig. 6. Schematische Darstellung des Darmkanals von Craspedosoma simile. *vd* Vorderdarm, *md* Mitteldarm, *ed* Enddarm, *kdr* Kopfdrüse, *hdr* hintere Speicheldrüse, *tdr* tubulöse Drüse, *ebl* Endbläschen der tubulösen Drüse, *vm* Vasa Malpighi, *adr* Afterdrüse, *spdr* Spinndrüsen.

Im vorderen Abschnitt des Oesophagus bildet das Epithel nur eine recht dünne Schicht und läßt keine deutlichen Zellen erkennen, während die von letzteren ausgeschiedene Chitincuticula gut entwickelt ist (Fig. 22, Taf. 12). Weiter nach dem hinteren Teil zu, wo die Epithelschicht allmählich dicker wird, sind deutliche Zellen zu unterscheiden. Ganz am Ende des Vorderdarms ist es zur Ausbildung eines hohen Zylinderepithels gekommen. Die Grenze zwischen Vorderdarm und Mitteldarm ist markiert durch eine mächtige Falte dieses Zylinderepithels, welche in den Mitteldarm vorspringt (Fig. 10, Taf. 11).

Recht merkwürdig verhält sich die Muscularis des Oesophagus. Während am Mittel- und Enddarm die Ringmuskulatur unter der Längsmuskulatur liegt, so ist am Oesophagus die Lage gerade umgekehrt; die Längsmuskulatur liegt dem Epithel an und wird von der Ringmuskulatur umschlossen. Erstere ist nur sehr schwach ausgebildet, während die Ringmuskulatur kräftig entwickelt ist. Der Oesophagus ist vorn im Kopf durch eine Anzahl von Muskeln befestigt, von denen einige auf dem Querschnitt (Fig. 22, Taf. 12) zu sehen sind.

2. Der Mitteldarm.

Der Mitteldarm, welchen man auch als Magendarm bezeichnen kann, da er der sezernierende und resorbierende Teil des Darmtraktus ist, erstreckt sich vom 5. Segment an als ein gerades Rohr von kreisrundem Querschnitt durch den größten Teil des Körpers. Er ist der

bei weitem längste Abschnitt des Darmkanals und besitzt einen etwa 2—3mal so großen Durchmesser wie der Oesophagus. Seine innere Auskleidung besteht aus einer Schleimschicht und einer darunterliegenden Cuticula. Es folgt dann ein hohes Zylinderepithel, die Tunica propria, die Muscularis und außen eine Leberschicht (Fig. 10, Taf. 11 u. Fig. 11, Taf. 11).

Das Epithel des Mitteldarms (Fig. 11, Taf. 11) besteht aus langen, dünnen, fast fadenförmigen Zellen, welche nahe an ihrer Außenwand einen ziemlich großen Kern besitzen. Der größte Teil der Zelle ist angefüllt von kleinen Tröpfchen, welche an der Innenseite des Darms eine größere Vakuole entstehen lassen, deren Sekret zur Bildung der Schleimschicht dienen wird. An ihrer Basis sitzen die Zellen auf einer Tunica propria, die nur schwer zu erkennen ist. Von der Muscularis ist die Ringmuskulatur gut entwickelt. Wie bei Iulus so finden wir auch bei Craspedosoma außen am Mitteldarm eine Schicht von Drüsenzellen (Peritonealepithel), welche den ganzen Magendarm begleitet. Diese haben kubische Gestalt, enthalten einen recht deutlichen Kern und sind erfüllt von größeren und kleineren Vakuolen. Ich bin der Meinung, daß diese Zellen, welche bei Polydesmus nicht vorkommen, eine ähnliche Funktion haben, wie die Leberschläuche anderer Arthropoden.

3. Der Enddarm.

Der Enddarm von Craspedosoma ist ein wenig länger als der Vorderdarm und durchzieht die 7—8 letzten Segmente des Körpers. Er ist in Windungen gelegt und besitzt an seinem Anfang dieselbe Weite wie der Mitteldarm, sowie ein hohes Zylinderepithel (Fig. 6, Taf. 11), welches dem des Mitteldarms ähnlich ist und nach dem hinteren Körperende zu allmählich abnimmt. Wie der Oesophagus, so läßt auch der Enddarm auf dem Querschnitt Längsfalten erkennen, die in das Darmlumen vorspringen, aber nicht so regelmäßig sind wie im Vorderdarm. Innen ist der Enddarm wie der Oesophagus von einer Chitincuticula ausgekleidet. Die Ringmuskulatur ist in seiner ganzen Ausdehnung kräftig entwickelt; auch die Längsmuskelzüge sind stärker ausgebildet als im übrigen Darm.

Die Grenze vom Mittel- zum Enddarm, welche äußerlich durch die Einmündung der Malpighischen Gefäße zu erkennen

ist, wird gebildet durch einen Bindegewebsring (Fig. 6, Taf. 11), welcher von der Chitincuticula des Enddarms bedeckt ist, aber ohne daß man ein Epithel erkennen kann. Die Zellen dieses Bindegewebskörpers sind ziemlich groß und besitzen recht kleine Kerne. Ein ganz ähnliches Gebilde, welches aber in Gestalt einer Klappe zur Ausbildung gekommen ist, findet man bei Iulus. Bei Polydesmus ist der Uebergang von dem Mittel- zum Enddarm gekennzeichnet durch eine Art Schnürung, indem die Epithelzellen des Enddarms hier auf eine kurze Strecke sehr niedrig werden.

Vor dem Analsegment verengt sich das Lumen des Enddarms. An dieser Stelle ist die Ringmuskulatur besonders kräftig entwickelt und bildet eine Art von Sphinkter, welcher bei der Entleerung des Darms von Bedeutung ist. Der im Analsegment liegende letzte Abschnitt des Enddarms, welcher erweitert und in zahlreiche Falten gelegt ist, besitzt weder ein deutliches Epithel, noch eine Muscularis (Fig. 30, Taf. 12). Seine Auskleidung wird nur von einer glatten Chitincuticula gebildet. Wie der Oesophagus im Kopf, so ist der Enddarm im Analsegment durch Muskeln an die Körperwand angeheftet.

Der letzte Teil des Enddarms kann nach außen vorgestülpt werden. Von einigen Autoren ist ihm deshalb eine respiratorische Funktion zugesprochen worden. Bei Polydesmus dient er zum Nestbau. Ich konnte beobachten, daß bei Craspedosoma dieser ausgestülpte Teil des Enddarms als Haftapparat beim Klettern benutzt wird.

Die Drüsen.

1. Die Drüsen des Darmkanals.

Von größerem Interesse als der Darmkanal selbst sind die Drüsen desselben. Der entodermale Mitteldarm besitzt keine drüsigen Anhänge. Das drüsenartige Peritonealepithel, welches den Mitteldarm in seiner ganzen Länge überzieht, wurde schon bei der Besprechung des Darmkanals erwähnt.

Nur der ektodermale Vorder- und Enddarm ist mit Drüsen versehen. Vorn in die Mundhöhle münden 2 Paar traubige Speicheldrüsen. Außerdem finden wir noch ein 3. Drüsenpaar am Vorderdarm, die „tubulöse Drüse“, welche am Gnathochilarium mündet.

Die vordere der beiden Speicheldrüsen (Textfig. 6), welche nur eine geringe Größe besitzt, liegt zwischen den beiden Seitenlappen des Gehirns. Ihre ursprünglich wohl paarigen Anlagen sind zu einer einheitlichen Drüsenmasse verschmolzen, deren Ausführungsgänge als 2 enge Kanälchen getrennt in den dorsalen Teil der Mundhöhle münden.

Die hinteren Speicheldrüsen, welche viel mächtiger entwickelt sind als die Kopfspeicheldrüsen, umlagern den Oesophagus (Textfig. 6). Ihr Drüsengewebe beginnt vor dem erweiterten Mitteldarm (Fig. 10, Taf. 11, u. Textfig. 6), wo es am stärksten zur Entfaltung kommt und erstreckt sich auf dem Oesophagus und zu beiden Seiten desselben durch die vorderen Segmente hindurch. Der Drüsenkanal, welcher im hinteren Abschnitt der Drüse vielfach gewunden ist, zeigt einen kreisrunden Querschnitt (Fig. 10, Taf. 11 u. Fig. 26, Taf. 12) und verläuft in den vorderen Segmenten eine Strecke weit als gerades Röhrchen auf dem Oesophagus (Textfig. 6). Er wendet sich dann, nicht mehr vom Drüsengewebe umgeben, ventralwärts und mündet auf der Unterseite der Mundhöhle, zwischen Mandibel und Hypopharynx nach außen (Fig. 24, Taf. 12). Was die histologische Beschaffenheit der Speicheldrüsen anbetrifft, so finden wir ziemlich große Zellen, welche unregelmäßig dem Drüsengang anliegen. Die Kerne sind sehr klein, das Protoplasma enthält zahlreiche kleine Körnchen (Fig. 10, Taf. 11 u. Fig. 26, Taf. 12).

Bei Iulus und Polydesmus ist auch das hintere Speicheldrüsenpaar zu einer einzigen Drüsenmasse vereinigt; bei Craspedosoma liegen die beiden hinteren Speicheldrüsen zu beiden Seiten des Oesophagus getrennt voneinander. Von den früheren Autoren (Plateau, Rossi) sind diese Drüsen als Fettkörper angesehen worden. Auch Bruntz[1]) ist über die wahre Natur der hinteren Speicheldrüsen noch im Irrtum, indem er sie für einen Anhang der tubulösen Drüse hält.

Die Untersuchungen von Effenberger an Polydesmus und meine Befunde an Craspedosoma bestätigen die Untersuchungen von Silvestri und Krug. Sie zeigen, daß die hintere Speicheldrüse eine selbständige Drüse ist, welche einen eigenen Ausführungsgang besitzt.

---

1) „Les reins labiaux sont constitués chacun par un saccule (glande salivaire postérieure) qui communique largement avec un labyrinthe (glande tubuleuse).“

Das 3. Drüsenpaar, welches Krug als „tubulöse Drüse" bezeichnet, ist schon von Plateau, Rossi und Silvestri bei Iulus, von Effenberger bei Polydesmus beschrieben worden.

Bei Craspedosoma stellt die tubulöse Drüse (Textfig. 6) einen Drüsenschlauch dar, welcher vorn im hinteren Teil des Kopfes mit einem Endbläschen beginnt, am Oesophagus entlang zieht bis zum Anfang des Mitteldarms, dann nach vorn umbiegt, um am Gnathochilarium zu münden. Den Ausführungsgang der tubulösen Drüse bildet ein chitiniger Kanal zwischen den Lamellae lingualis und den Stipites gnathochilarii. Die beiden Endbläschen, welche auf Textfig. 6 und Fig. 24 (Taf. 12) und auf dem Querschnitt durch den hinteren Teil des Kopfes (Fig. 22, Taf. 12) recht deutlich zu sehen sind, liegen zu beiden Seiten und unterhalb des Oesophagus. Sie sind ausgekleidet mit einer einzigen Zellschicht. Die einzelnen Zellen (Fig. 23, Taf. 12) stehen nicht dicht nebeneinander, sondern lassen geräumige intercellulare Lücken entstehen. Nur an ihrer Basis stoßen sie zusammen; die inneren Enden ragen frei in das Lumen des Bläschens hinein und sind gewöhnlich etwas kolbig verbreitert. Der kleine Zellkern liegt dicht an der äußeren Wand der Zellen. Das Protoplasma, welches am inneren Ende der Zellen hell erscheint, ist erfüllt mit kleinen Körnchen.

Ein ganz anderes histologisches Bild zeigen die Zellen des Drüsenschlauches, welcher seitlich an dem Endbläschen mit einem weiten Lumen beginnt (Fig. 22, Taf. 12). Die Grenze zwischen dem Endbläschen und dem davon ausgehenden Drüsenkanal ist recht scharf, so daß man den Eindruck gewinnt, daß es hier erst sekundär zu einer Verschmelzung gekommen ist. Fig. 26 (Taf. 12) zeigt uns jederseits vom Darm die beiden Kanäle der tubulösen Drüse im Querschnitt. Der obere, nach hinten verlaufende Kanal zeigt ein schwächeres Epithel, aber ein viel größeres Lumen als der untere, rückläufige Kanal. In beiden Drüsenschläuchen, welche ein feines Gerinnsel enthalten, sind die Zellen radial und dicht gedrängt um das Lumen herum gruppiert (Fig. 25, Taf. 12). Die Zellkerne, welche im oberen Kanal rund, im unteren etwas langgestreckt sind, liegen nach dem Lumen zu, wo die Sekretion stattfindet.

Die tubulöse Drüse läßt sich ohne Schwierigkeiten aus einem Nephridienpaar ableiten, wie wir sie z. B. an den Rumpfsegmenten von Peripatus finden. In dem Endbläschen haben wir den mesodermalen Trichter des Nephridiums vor uns, welcher seine ur-

sprüngliche Kommunikation mit der Leibeshöhle verloren hat. Der Drüsenschlauch entspricht dem ektodermalen Abschnitt desselben. Da wir die Myriapoden von Peripatus-artigen Vorfahren ableiten müssen und da ontogenetisch der Nachweis geliefert ist [Kennel (27), Sedgwick (42)], daß die Speicheldrüsen des Peripatus, welche dem 3. Kopfsegment angehören, sich aus Nephridien entwickeln, die bei jungen Tieren noch eine exkretorische Bedeutung haben, so ist ohne Zweifel die tubulöse Drüse der Myriapoden den Speicheldrüsen des Peripatus homolog zu setzen. Ob die tubulöse Drüse embryonal oder in frühen Jugendstadien noch als echtes Nephridium funktioniert, läßt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Die deutliche Ausbildung des Endbläschens bei Craspedosoma macht eine solche Annahme aber sehr wahrscheinlich.

Bei den Myriapoden ist diese Drüse zwar verschieden ausgebildet, läßt aber noch ihre ursprüngliche Natur erkennen. Für Iulus hat Krug diese Drüse folgendermaßen beschrieben:

„Wenn man von der Mündung der Drüse ausgeht, so bemerkt man, daß der Drüsenschlauch sich rückwärts ohne erhebliche Windungen seitlich unter dem Darm hinzieht und nahezu bis in die Region des Enddarms reicht. Die zweite Hälfte der Drüse ist rückläufig, geht erst ein Stück mit der ersten parallel und zieht dann, in Schlingen auf und um den ersten Teil sich legend, wieder nach vorn. Der Anfang der Drüse findet sich merkwürdigerweise im Kopf, unterhalb des Oesophagus. Dieser im Kopf verlaufende Teil ist wieder von dem ersten Teil losgelöst und macht fast den Eindruck, als wenn er der Ausführgang einer selbständigen Drüse wäre. Am Ende ist er in ein Bläschen erweitert, blind geschlossen und besitzt ein schwächeres Epithel.“

Die Funktion dieser tubulösen Drüse ist noch nicht sicher festgestellt. Daß sie beim Nestbau eine Rolle spielt (Rossi), ist nicht anzunehmen. Bei Craspedosoma trifft das ganz sicher nicht zu, da wir hier am Analsegment 2 Paar Spinndrüsen finden. Die tubulöse Drüse wird wohl, wie das schon Plateau vermutete, eine Art Speicheldrüse sein, indem sie ein die Cellulose und die Holzfaser erweichendes Sekret liefert. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß das Sekret dieser Drüse bei dem Putzgeschäft der Tierchen (siehe p. 250) von Bedeutung sein wird, indem durch seine lösende Wirkung der anhaftende Schmutz leichter entfernt werden kann.

Am Enddarm von Craspedosoma finden wir 2 Paar drüsige

Anhänge: die Malpighischen Gefäße an der Grenze vom Mitteldarm zum Enddarm und ein Paar kleine Afterdrüsen.

Die Malpighischen Gefäße, welche in der Zweizahl vorhanden sind und seitlich am Anfang des Enddarms einmünden, erreichen eine recht beträchtliche Länge. Sie erstrecken sich in vielen Windungen bis in die vorderen Segmente. Histologisch zeigen sie nichts Bemerkenswertes. Ihre Gefäßwand besteht aus einem Zylinderepithel, dessen Zellen radial angeordnet sind. Die runden Zellkerne liegen nach dem Lumen zu (s. Fig. 26, Taf. 12).

Die kleinen Afterdrüsen (Textfig. 6 und Fig. 27, Taf. 12) münden mit je einem dünnen Kanälchen von unten seitlich in den letzten Abschnitt des Darms. Die Zellen derselben lagern meist zu zweit zusammen. Die kleinen Zellkerne liegen an der mittleren Scheidewand und sind von Plasma umgeben, während der größere Teil der Zellen von Drüsensekret erfüllt ist. Ich fand sie sowohl im männlichen, wie auch im weiblichen Geschlecht. Sie sind vielleicht homolog mit der viel größeren Afterdrüse, welche bei Polydesmus vorkommt, und die sich dort nur im weiblichen Geschlecht findet. Bei Polydesmus liefert diese Drüse ein Sekret, welches zum Nestbau verwendet wird.

2. Die Hautdrüsen.

Das Integument der Diplopoden ist bei weitem drüsenreicher als man bei der Festigkeit des Chitinpanzers erwarten sollte. Ueber die Pleurotergite von Craspedosoma zerstreut, sowohl auf dem Metazonit, wie auf dem Prozonit konnte ich eine Menge Porenkanälchen feststellen, welche besonders zahlreich am Hinterrande des Metazonits zu finden sind. Es ist möglich, daß das Sekret, welches sie abscheiden, bei dem Häutungsprozeß eine Rolle spielt. Ein Teil dieser Drüsen wird auch die feinen Körnchen liefern, welche der Körperoberfläche der Jugendformen eine rauhe und matte Beschaffenheit verleihen.

Bei der Besprechung der äußeren Gliederung haben wir schon die 6 Rückenborsten erwähnt, welche bei den Craspedosomatiden auf der hinteren Hälfte jedes Segments vorhanden sind. Otto vom Rath hielt diese für Drüsenhaare, während Verhoeff sie als Tastborsten auffaßt. Nach meinen Untersuchungen sind beide Ansichten berechtigt. Ohne Zweifel werden die Borsten eine Tastempfindung vermitteln. Drüsenhaare sind sie aber insofern, als an ihrer Basis eine ganze Anzahl von Drüsenzellen münden (Fig. 9, Taf. 11), welche auf Schnitten mit großer Deutlichkeit zu sehen

sind. Eine Zelle, welche die Farbstoffe besonders festhält, stellt die Borstenbildungszelle dar und entsendet einen Fortsatz in den unteren Teil der Borste hinein. Das Haar selbst, welches am oberen Ende massiv ist, besteht aus farblosem Chitin und ist in einer haarbalgähnlichen Vertiefung der Haut inseriert. Im Grunde derselben münden die zahlreichen Drüsenzellen nach außen.

Die Basis des inneren Borstenpaares auf dem Analsegment ist zu einem kegelförmigen Griffel verlängert, in welchen je ein Paar mächtiger Spinndrüsen einmünden (Textfig. 7). Diese sind zuerst von OTTO VOM RATH mit folgenden Worten beschrieben worden:

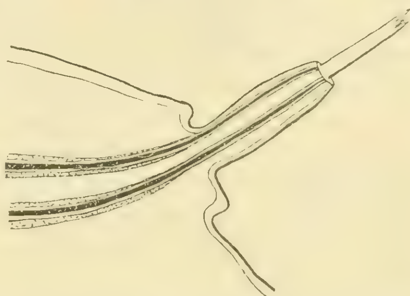


Fig. 7. Craspedosoma simile. Spinngriffel im Längsschnitt.

„Am Analsegment bemerkte ich auf der äußersten Spitze des Rückenschildes neben der Medianlinie zwei auffallende stark vorspringende, kegelförmige Chitinhöcker mit je einer langen nach hinten gerichteten Borste. Auf Schnitten sah ich dann ferner, daß in jeden dieser beiden Chitinhöcker zwei stark chitinisierte Chitinschläuche einmünden, in deren Lumen stets ein feines Gerinnsel von Drüsensekret deutlich zu bemerken war. Diese Schläuche oder Zylinder habe ich auf Schnitten weiter verfolgt und gefunden, daß sie den größten Teil des Mitteldarmes und den Enddarm begleiten, und zwar in der Weise, daß links und rechts von dem Darme je ein dorsaler und ein ventraler vielfach geschlängelter Chitinschlauch verläuft, die in der Analgegend sich einander nähern, um gemeinsam in den Chitinhöcker einzutreten und beide bis zur Spitze desselben zu verfolgen sind, ohne aber mit dem aufsitzenden Haare in Beziehung zu treten oder miteinander zu verschmelzen. Die Schläuche werden während ihres gesamten Verlaufes je von einer mächtig entwickelten drüsigen, kleinzelligen Masse umhüllt, die dem Zellkörper sehr ähnlich ist. Die Kerne der Zellen sind klein und färben sich nur mit starken Tinktionsmitteln wie Hämatoxylin."

Die Darstellung VOM RATHS ist im ganzen zutreffend. Ich habe nur wenig hinzuzusetzen. Jeder Drüsenschlauch beginnt nämlich mit einem gestreckten dünnen Anfangsteil (Textfig. 6). Das Drüsengewebe nimmt allmählich an Masse zu, erreicht in der Mitte des Drüsenschlauches den größten Umfang, um nach der Mündung zu wieder schwächer zu werden. Fig. 7 (Taf. 11) stellt einen Längsschnitt durch einen Teil der Spinndrüse dar. Nach außen bemerkt man in jeder Zelle eine große Anzahl von Bläschen,

welche einen Sekrettropfen enthalten. Gewöhnlich ist in jeder Zelle eine größere derartige Blase mit einer größeren Ansammlung von Sekret zu sehen. Die kleinen Kerne sind dem engen Lumen der Drüse genähert und gewöhnlich durch eine große Vakuole an die Zellwand gedrückt. Das enge Lumen des Drüsenkanals, welches von einer zarten Chitinschicht ausgekleidet ist, wird zum Teil erfüllt von einem Sekretfaden. Nach der Mündung der Drüse nimmt die chitinige Auskleidung an Dicke zu. Fig. 8 (Taf. 11) zeigt einen Spinngriffel von oben. In der Mitte sieht man die Borste des Griffels im Querschnitt, zu beiden Seiten derselben die ovalen Ausmündungsöffnungen der Spinndrüsen. Oft kann man wahrnehmen, wie die beiden Spinnfäden der Spinndrüsen um die Borste herumgewunden sind, so daß diese beim Spinnen der Cocons von Bedeutung sein wird. Betrachtet man das Gespinnst mit starker Vergrößerung, so sieht man, daß der Seidenfaden nicht überall gleiche Stärke besitzt, sondern in regelmäßigen Abständen Verdickungen aufweist (Textfig. 8).

Den Hautdrüsen sind endlich noch die Coxalsäckchen zuzurechnen. Die Coxen des 8. und 9. Beinpaares am 8. Rumpfsegment des Männchens sind je mit einem Hüftsäckchen versehen, welche bei der Uebertragung des Samens von Bedeutung sind (s. p. 243). Diese Hüftsäckchen sind Ausstülpungen an der Innenseite der Coxen und wahrscheinlich aus Coxaldrüsen hervorgegangen, welche bei den primitiveren Formen weit verbreitet sind. Schon Erich Haase[1]) führte die Coxalsäckchen auf Coxaldrüsen zurück: „Die ausstülpbaren Säckchen sind wahrscheinlich als Derivate von Drüsen aufzufassen, welche ihre sezernierende Funktion mit der respiratorischen vertauschen." Bei Peripatus capensis finden sich solche Coxaldrüsen in beiden Geschlechtern und fehlen nur am ersten Rumpffußpaar. Auch bei den Thysanuren sind sie weit verbreitet. Bei den Lysiopetaliden kommen sie in beiden Geschlechtern noch am 3.—16. Beinpaar vor. Verhoeff führt auf diese Coxalorgane die Prostatadrüsen an den Kopulationsfüßen zurück. Ich fand an den Vulven von Craspedosoma ein ganz ähnliches Drüsenpaar, welches ich ebenfalls für



Fig. 8. 3 Seidenfäden eines Häutungskämmerchens bei starker Vergrößerung.

1) Haase, E., Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morpholog. Jahrb., Bd. XV, 1889, p. 337—340.

umgewandelte Coxaldrüsen halte (Fig. 20, Taf. 12). Ich habe diese Drüsen schon früher erwähnt (p. 243) und als Beweis für die Beinnatur der Vulven angeführt. Vielleicht sind auch die hinteren Speicheldrüsen aus Coxalorganen hervorgegangen. Durch die anatomische Untersuchung sind diese Fragen wohl nicht zu entscheiden. Sie harren wie so manche andere Streitfrage der Diplopodenorganisation einer Lösung durch die Entwicklungsgeschichte.

Das Respirationssystem der Diplopoden.

Bei dem Respirationssystem beschränke ich mich nicht auf die Gattung Craspedosoma, sondern ziehe auch die anderen Diplopoden in Betracht.

Das Tracheensystem der diplopoden Tausendfüßler ist deshalb von besonderer Wichtigkeit, weil es an die primitiveren Verhältnisse anknüpft, wie wir sie bei Peripatus finden und überleitet zu den komplizierteren Formen bei den Chilopoden und Insekten.

Das Respirationssystem der Diplopoden, welches auf der Ventralseite des Körpers gelegen ist, steht im engsten Zusammenhange mit den Lokomotionsorganen; jedem Beinpaar entspricht gewöhnlich auch ein Paar Tracheen.

Die sehr feinen und nicht verzweigten Tracheen, welche bei vielen Diplopoden aus den Tracheentaschen entspringen, gleichen denjenigen des Peripatus, und die Tracheentasche selbst kann mit dem Ektodermrohr des Peripatus homologisiert werden (Ziegler 1907). Bei manchen Diplopoden (z. B. Glomeris) findet man aber Tracheen, welche denjenigen der Insekten sehr ähnlich sind (Voges, 1879).

Ueber das Tracheensystem der Diplopoden liegen eine ganze Reihe von Untersuchungen vor. Vor allem kommen hier die Arbeiten folgender Autoren in Betracht: Brandt (1837), Voges (1878, 1879), Verhoeff (1895), Attems (1899), Rossi (1902), H. E. Ziegler, (1907), Krug (1907), Effenberger (1908).

Wir wollen im folgenden unsere Aufmerksamkeit zunächst dem Tracheensystem von Craspedosoma simile zuwenden, und dann eine vergleichende Betrachtung anderer Diplopoden (Heteroporatia, Glomeris, Polydesmus, Iulus etc.) folgen lassen.

1. Das Tracheensystem von Craspedosoma.

Die Tracheen von Craspedosoma sind bisher noch nicht beschrieben worden. In der Literatur fand ich nur einige Angaben

über die beiden Tracheentaschen des Kopulationsringes, welche im Zusammenhang mit den Kopulationsfüßen bei verschiedenen Craspedosomatiden beschrieben worden sind.

Die Tracheen von Craspedosoma, wie der meisten Diplopoden überhaupt, gehen nicht direkt von der Körperoberfläche aus, sondern entspringen aus einer mit Chitin ausgekleideten Einstülpung der äußeren Haut, welche VOGES „Stigmentasche" nannte, und die man heute allgemein als Tracheentasche bezeichnet.

Wir wollen uns zunächst mit den Tracheentaschen beschäftigen und dann zur Betrachtung der Tracheen übergehen.

a) Die Tracheentaschen.

Jedem Beinpaar von Craspedosoma entspricht ein Paar Tracheentaschen, die nicht überall zu gleicher Ausbildung gekommen sind. Wir untersuchen zuerst die Tracheentaschen eines typischen Doppelsegments, welches 2 Beinpaare und infolgedessen auch 2 Paar Tracheentaschen besitzt. Betrachtet man ein solches Doppelsegment von der Ventralseite, so sieht man rechts und links in den vorderen Ecken jeder Ventralplatte die engen Eingangspforten zu den Tracheentaschen, die Stigmata (Fig. 16, Taf. 11). Sie stellen einen Längsspalt dar, der geschützt in einer kleinen Seitengrube liegt. Zum Schutze des Stigmas dienen auch die vorspringende Vorderkante und die beiden Seitenkanten, welche das skulptierte Mittelfeld der Ventralplatte einrahmen. Wir vermissen deshalb einen Reusenapparat des Stigmas, wie wir ihn bei Glomeris und Polydesmus finden, wo das Stigma mehr exponiert liegt, und infolgedessen leichter Staubpartikelchen eindringen könnten.

Das Stigma führt in den unteren etwas erweiterten Teil der Tracheentasche (Fig. 18, Taf. 12; vgl. auch Textfig. 9). Diese besteht aus einer kleinen, medianwärts gerichteten Röhre (Innenast) und einem viel größeren lateralen Rohr (Außenast), welches in einem Bogen schräg nach oben, lateralwärts und nach hinten geschwungen ist (Textfig. 9 u. Fig. 3, Taf. 11). Auf der Wand dieses Außenastes verlaufen zwei Chitinleisten; die vordere ist nach oben gerichtet, während die hintere senkrecht dazu verläuft. Man sieht dies deutlich auf dem Sagittalschnitt (Fig. 19, Taf. 12), welcher lateral von dem erweiterten Teil der Tracheentasche geführt wurde. Die beiden Chitinleisten, welche zum Ansatz von Muskeln dienen, beginnen an der Ventralplatte, sind am unteren Teil der Tracheentasche am stärksten entwickelt und nehmen

nach dem oberen Ende zu allmählich ab (Textfig. 9 u. Fig. 3, Taf. 11).

Die chitinige Struktur, d. h. die feine Felderung der Ventralplatte setzt sich auch auf den unteren, ausgebauchten Abschnitt der Tracheentasche fort (Textfig. 9 u. Fig. 18, Taf. 12), während der große laterale und der kleine mediale Schenkel keine solche

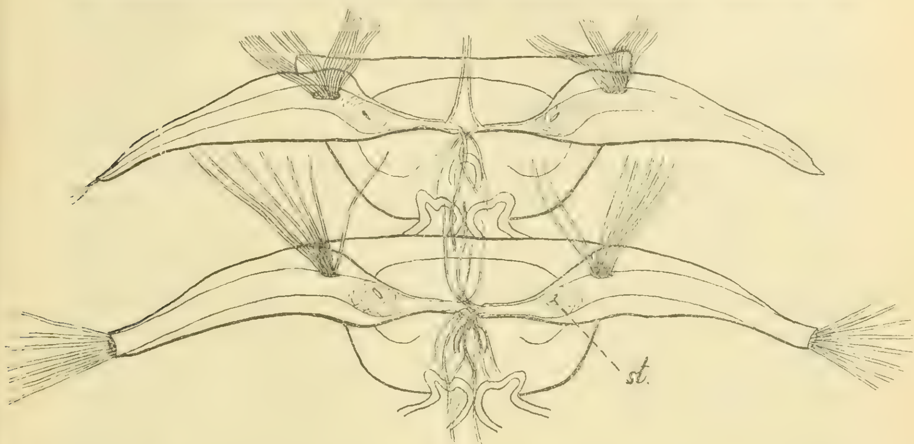


Fig. 9. Craspedosoma simile. Die beiden Ventralplatten eines Segments mit den Tracheentaschen und Tracheen. Gezeichnet nach einem Mazerationspräparate, welches durch Auskochen mit Natronlauge erhalten wurde. *st* Stigma.

Struktur erkennen lassen. Der Hohlraum des Außenastes zeigt einen ovalen Querschnitt (Fig. 19, Taf. 12), während der Innenast ein kreisrundes Lumen auf dem Querschnitt erkennen läßt (Fig. 17, Taf. 12), Die Chitinwand der Tracheentasche zeigt überall ungefähr die gleiche Dicke.

Bei genauerer Betrachtung sieht man, daß die vorderen und hinteren Tracheentaschen eines Segments nicht vollkommen gleich entwickelt sind. Beide besitzen vorn an der Basis Siebplatten, welche Tracheen entsenden, aber die der vorderen Taschen sind größer und schicken mehr Tracheen ab (Textfig. 9 u. Fig. 3, Taf. 11). Auch die medialen Aeste verhalten sich verschieden, indem die der hinteren Taschen bedeutend mehr Tracheen entsenden und infolgedessen ein weites Lumen aufweisen. Die größten Unterschiede zeigen aber die lateralen Aeste. Während der Außenast der hinteren Tasche mit gleicher Weite bis zum Ende verläuft, welches durch eine Siebplatte ein Bündel Tracheen entsendet, so nimmt das Lumen des vorderen Außenastes allmählich

ab und ist am Ende blind geschlossen (Textfig. 9 u. Fig. 3, Taf. 11). Die vorderen Taschen schicken also nur von 2 Punkten Tracheen ab, während die hinteren Tracheentaschen von 3 Stellen Tracheen entsenden. Mitunter sieht man auch vom Ende des Außenastes der vorderen Taschen wenige Tracheen ausgehen, die sich aber anormal verhalten, indem sie ein größeres Lumen besitzen oder sich verzweigen. Dieser Umstand spricht dafür, daß hier früher auch Tracheen abgingen, welche aber rückgebildet wurden.

Die Tracheentaschen haben eine doppelte Funktion. Sie entsenden nicht nur die Tracheen, sondern dienen auch zur Anheftung zahlreicher Muskeln. An dem medialen Ast inseriert ein großer Teil der Beinmuskulatur. Die lateralen Aeste, welche durch den Besitz der schon erwähnten Chitinleisten besonders zum Ansatz von Muskeln geeignet sind, werden durch Längsmuskelzüge miteinander verbunden und von hier gehen auch Muskeln zu der Körperwand, d. h. den Pleurotergiten (Fig. 19, Taf. 12). Auf den Verlauf der Muskulatur kann hier nicht weiter eingegangen werden.

Nicht alle Segmente des Rumpfes zeigen das Verhalten, welches wir für ein gewöhnliches Doppelsegment kennen lernten. Das dritte und die beiden Endsegmente sind fußlos; sie besitzen infolgedessen auch keine Tracheentaschen. Das 1., 2., 4. und drittletzte Rumpfsegment tragen je nur ein Beinpaar, welchen auch nur ein Paar Tracheentaschen entspricht.

Ein abweichendes Verhalten zeigen auch die Tracheentaschen des Kopulationsringes des Männchens. Letztere wollen wir zuerst betrachten, da die Umwandlungen hier phylogenetisch erst spät entstanden sind und sich noch deutlich in der Entwickelungsgeschichte verfolgen lassen.

Bei Craspedosoma sind die beiden Beinpaare des 7. Rumpfsegments im männlichen Geschlecht zu Kopulationsorganen umgebildet. Diese ganz andere Funktion bedingt natürlich auch eine andere Ausbildung der Muskulatur und diese wirkt auf die Tracheentaschen zurück. Die vorderen Taschen, welche auf einem Entwickelungsstadium mit 26 Segmenten normal entwickelt sind und auch noch Tracheen absenden, sind beim erwachsenen Tier kaum als solche wieder zu erkennen. Sie stellen ein Paar kräftige Chitinstäbe dar (Textfig. 3), welche mit den zu Greifhaken umgewandelten Femora verschmolzen sind und kein Lumen mehr erkennen lassen. Tracheen gehen nicht mehr davon aus, sondern

sie dienen nur zum Ansatz der mächtigen Coxalmuskeln. Nicht so große Veränderungen hat das hintere Tacheentaschenpaar des Kopulationsringes erfahren (Textfig. 4). Wir finden noch ein Stigma und die typischen Tracheenbüschel, wie in einer entsprechenden Tracheentasche eines anderen Doppelsegments. Der mediale Ast entsendet aber nur wenig Tracheen. Auch die hintere Tasche ist besonders zum Ansatz von Muskulatur geeignet, indem die Chitinleisten zu mächtiger Entfaltung gekommen sind.

Diese Verhältnisse leiten über zu den sicher viel früher entstandenen Umbildungen der Tracheentaschen in den vorderen Segmenten. Bei den Diplopoden sind in diesen Segmenten die Drüsen zu mächtiger Entwickelung gelangt; wir finden die voluminösen hinteren Speicheldrüsen, welche den Oesophagus umlagern und die umfangreichen Kanäle der tubulösen Drüse, welche einen ganz beträchtlichen Raum einnehmen. Es kommt hinzu, daß im 2. Segment des Männchens die Vasa deferentia und im 3. Segment des Weibchens die Ovidukte nach außen münden. Letztere entleeren ihre Geschlechtsprodukte nicht durch einen einfachen Porus genitalis, wie die Vasa deferentia, sondern hier liegen besondere Kopulationsorgane, die drüsenreichen Vulven. Diese starke Entwickelung der Drüsen und des Geschlechtsapparats wird zunächst die Umbildung der Extremitäten bewirkt haben, welche dann die Reduktion der Tracheentaschen bedingte. Letztere haben in den 3 ersten Segmenten ihre respiratorische Funktion vollkommen verloren und dienen nur noch zum Ansatz von Muskulatur. Im männlichen Geschlecht sind die reduzierten Tracheentaschen des 1. und 2. Segments einander sehr ähnlich (Textfig. 1 u. 2). Da die Ventralplatten in diesen Segmenten nur schwach entwickelt sind, so sind die Taschen vorn an den Coxen der Beine befestigt. Sie besitzen noch ein Lumen, sind plattgedrückt und lassen an der Basis noch einen Rest des medialen Astes erkennen. Während die Tracheentaschen des 1. Segments geradegestreckt sind, so bilden die des 2. Segments einen Bogen, dessen Konkavität nach innen gerichtet ist (Textfig. 2).

Im weiblichen Geschlecht erinnert die reduzierte Tracheentasche des 1. Segments sehr an diejenige, welche wir beim Männchen finden (vgl. Textfig. 10). Die Tracheentasche des 2. Segments dagegen ist sehr abweichend ausgebildet. Sie ist ebenfalls plattgedrückt, aber schmal, sehr verlängert und am Ende schaufelförmig verbreitert. Zuerst steigt sie senkrecht in die Höhe, dann biegt sie scharf nach hinten um, so daß das schaufelförmige Ende,

welches zum Ansatz von Muskeln dient, auf die Vulven zu liegen kommt. Ein Lumen ist nicht deutlich zu erkennen. Das 3. Segment, welches in beiden Geschlechtern beinlos ist, besitzt infolgedessen auch keine Tracheentaschen. Ich will noch erwähnen, daß die Tracheentaschen des 4. und des drittletzten Segments, welche je nur 1 Paar Taschen besitzen, normal entwickelt sind. Von dem interessanten Verlauf der Tracheen vom 4. und 5. Segment wird später die Rede sein.

b) Die Tracheen und deren Verlauf.

Bei Craspedosoma haben wir nur eine Art von Tracheen, welche alle dasselbe, sich stets gleichbleibende Lumen zeigen. In diesem Verhalten stimmt Craspedosoma mit Polydesmus überein und steht im Gegensatz zu Iulus, bei dem 2 Arten von Tracheen vorkommen, solche mit engem Lumen, die eine ansehnliche Länge erreichen und weniger lange, die ein viel weiteres Lumen erkennen lassen. Verzweigungen wie bei Glomeris und Polyxenus sind nicht vorhanden, und die Tracheen entbehren auch der Anastomosen, welche besonders für die Chilopoden und Insekten charakteristisch sind.

Für den Gasaustausch, welchem die Tracheen dienen, ist zunächst die Beschaffenheit der Tracheenwandung von der größten Bedeutung. Betrachtet man ein Tracheenröhrchen mit starker Vergrößerung, so kann man daran 2 Schichten unterscheiden, eine äußere dünne Hypodermisschicht und eine von dieser ausgeschiedene dünne Chitinschicht (Fig. 4, Taf. 11). Die Zellen der ersteren liegen der Chitinschicht dicht an und lassen kaum einen Zellkörper erkennen. Mit großer Deutlichkeit nimmt man die langgestreckten Kerne wahr, welche zahlreiche Chromatinkörnchen enthalten.

Die ausgeschiedene Chitincuticula besitzt im Innern noch einen Spiralfaden, welcher ihre Festigkeit erhöht und durch die spiralige Aufrollung eine Spannung des Tracheenröhrchens bewirkt, so daß es nicht zusammenklappen kann.

Sehr wichtig für die Funktion des Tracheensystems ist die große Oberflächenentfaltung, welche durch die große Zahl der langen und feinen Tracheenröhrchen erreicht wird.

Für den Atmungsprozeß werden auch die Tracheentaschen, welche selbst wegen der Dicke ihrer Wandung keine respiratorische Funktion besitzen, insofern von Bedeutung sein, als sie eine Zirkulation der Atemluft bewirken können. Wir haben gesehen, daß an den Tracheentaschen zahlreiche Muskeln angeheftet sind, und

daß auch ein großer Teil der Beinmuskeln an ihnen inseriert. Es ist möglich, daß durch den Zug dieser Muskeln eine Bewegung der Tracheentaschen stattfindet, welche die Atmung fördert. Hierbei werden besonders die Beinmuskeln eine große Rolle spielen, denn die Tracheentaschen stehen in engster Beziehung zu den Beinen. Verlieren diese ihre lokomotorische Bedeutung durch Reduktion oder Umbildung zu Kopulationsorganen, so werden dadurch auch die Tracheentaschen und Tracheen in Mitleidenschaft gezogen, und es schwindet die respiratorische Funktion. Diese Erscheinung legt die Vermutung nahe, daß mit den lebhaften Bewegungen der Beine eine regelmäßige Bewegung der Tracheentaschen verbunden ist, welche den Gasaustausch begünstigt.

Da die Tracheen die Aufgabe haben, die Gewebe mit Sauerstoff zu versorgen und die durch den Stoffwechsel gebildete Kohlensäure zu entfernen, so müssen sie sich im Körper weit verbreiten, die Organe umspinnen oder in sie eindringen. Mit dieser wichtigen Funktion des Stofftransportes kommen wir zur Besprechung des komplizierten Verlaufs der Tracheen.

Die Austrittsstellen der Tracheen aus den Taschen haben wir schon bei der Erörterung der letzteren kennen gelernt. Wir haben gesehen, daß die vorderen Taschen nur an zwei Stellen Tracheen entsenden, an der Basis und vom medialen Schenkel, die hinteren dagegen auch vom Ende des lateralen Astes.

Die Tracheen, welche von den medialen Aesten entspringen, versorgen das Bauchmark und die Beine, und zwar gehen Tracheen sowohl nach dem Bein derselben Seite als nach dem gegenüberliegenden Bein ab. Die meisten Tracheen, welche an das Bauchmark herantreten und deren Verlauf mehrere Segmente hindurch zu verfolgen ist, entspringen vom medialen Ast der hinteren Tasche, während die vordere nur wenig Tracheen abgibt (Textfig. 9 u. Fig. 3, Taf. 11). Die vorn an der Basis der Taschen entspringenden Tracheen versorgen den Darm und die Gonaden. Sie verhalten sich bei den vorderen und hinteren Taschen recht verschieden. Die Tracheen der hinteren Taschen strahlen regellos in das Segment aus und treten auch auf die Nachbarsegmente über; die der vorderen dagegen entspringen in 2 oder 3 Bündeln, und obwohl sie dasselbe Lumen besitzen wie die anderen Tracheen, so scheinen sie doch nicht deren Länge zu erreichen, wenigstens konnte ich ihren Verlauf nicht so weit beobachten. Die vom äußeren Ende der hinteren Taschen austrahlenden Tracheen, welche besonders die Muskulatur versorgen, verhalten sich wie die Tracheen,

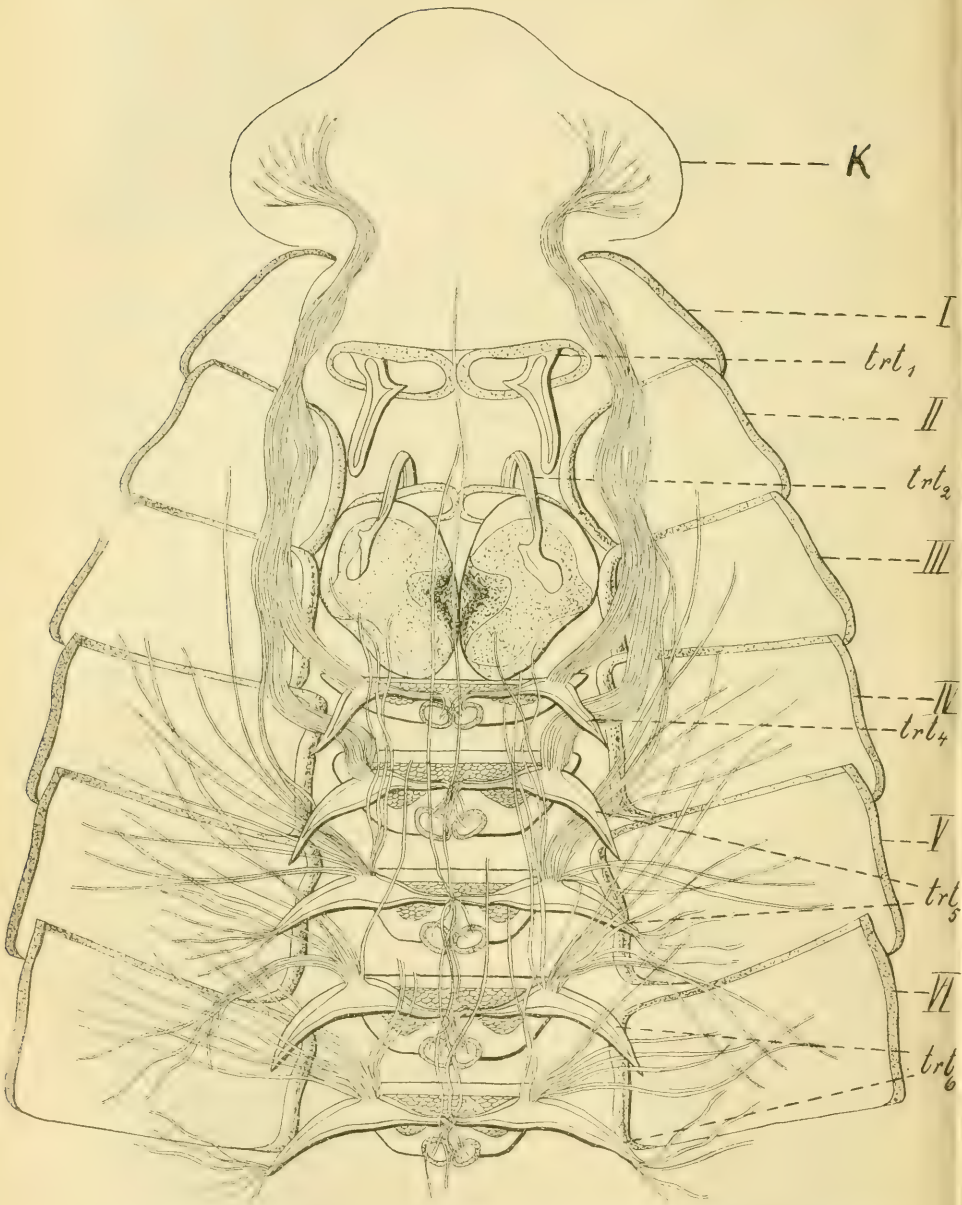


Fig. 10. Craspedosoma simile. Halbschematische Darstellung des Tracheensystems im vorderen Teil des Körpers. *K* Kopf, *I—VI* 1.—6. Segment, trt_1—trt_6 die den Segmenten entsprechenden Tracheentaschen.

welche von der Basis ausgehen. Sie verteilen sich regellos und erstrecken sich auch auf die benachbarten Segmente. Nur die Tracheen, welche vorn an den vorderen Taschen entspringen, verlaufen zu Bündeln vereinigt; es legen sich aber nicht die Tracheen verschiedener Taschen zusammen, um ein Band zu bilden.

Dieses eigentümliche Verhalten finden wir nur im 4. und 5. Segment (Textfig. 10). Wir haben gesehen, daß in den 3 ersten Segmenten die Tracheentaschen nur noch zum Ansatz von Muskeln dienen, und daß die respiratorische Funktion vollkommen erloschen ist. Um so kräftiger sind die Tracheen im 4. und 5. Segment entwickelt, deren Verlauf recht bemerkenswert ist, weil er in den einzelnen Diplopodenfamilien sich verschieden verhält. Die Tracheentaschen des 4. und die vorderen des 5. Segments entsenden von ihrer vorderen Fläche je ein starkes Bündel von Tracheen, welche sich bald zu zwei mächtigen lateralen Bändern zusammenlegen. Diese ziehen nach dem Kopf, wo sie sich in die einzelnen Tracheen auflösen, welche an die verschiedenen Organe herantreten. Auf ihrem Wege versorgen sie auch die 3 ersten Segmente, welche keine eigenen Tracheen besitzen. Die medialen Aeste dieser Tracheentaschen zeigen nichts Bemerkenswertes; sie entsenden Tracheen in die Beine und an das Bauchmark, ohne sich zu einem Längsband zu verbinden. Die Enden der lateralen Aeste schicken keine Tracheen ab. Ich will noch erwähnen, daß auch einige Tracheen der hinteren Tasche des 5. Segments sich den beiden Längsstämmen anschließen und daß die Tracheen der vorderen Tasche des 6. Segments insofern ein abweichendes Verhalten zeigen, als sie weit in die vorderen Segmente ausstrahlen, während sie sonst nur auf eine kurze Strecke zu verfolgen sind.

2. Vergleichende Betrachtungen.

Zum Vergleich untersuchte ich auch das Tracheensystem von Heteroporatia und Chordeuma. Die Tracheentaschen und der Verlauf der Tracheen in den gewöhnlichen Doppelsegmenten zeigen keine nennenswerten Unterschiede von Craspedosoma. In den vorderen Segmenten trifft man auch ähnliche Verhältnisse. Wir finden 2 laterale Längsstämme, welche von den Tracheentaschen des 4. und den vorderen des 5. Segments ausgehen. Auch die hinteren Tracheentaschen des 5. Segments schicken einige Tracheen zu den Längsstämmen, welche zu einem Bündelchen vereinigt sind.

Recht bemerkenswert ist aber bei diesen höher entwickelten Formen das Auftreten eines medio-ventralen Längsstammes, welcher

gebildet wird aus Tracheen, die von den Innenästen der Taschen ausgehen, welche die lateralen Bänder entsenden. Dieses mediale Band, welches schwächer ist als die lateralen Stämme, zieht vom 4. Segment aus nach dem Kopf, wo es sich gabelig teilt. Der Verlauf der Tracheen in den vorderen Segmenten ist bei den phylogenetisch jüngeren Formen also komplizierter als bei Craspedosoma, indem die Versorgung des Kopfes eine vollkommenere geworden ist.

Diese Erscheinung wird noch deutlicher, wenn wir den in mancher Beziehung primitiv gebauten Polydesmus und die hochentwickelte Familie der Iuliden zum Vergleich heranziehen.

Polydesmus verhält sich nach den Untersuchungen Effenbergers wie Craspedosoma. Wir finden nur die beiden lateralen Längsstämme, welche auch von denselben Tracheentaschen ausgehen, nämlich von den Taschen des 4. und den vorderen des 5. Segments, und es fehlt ein medio-ventrales Längsband.

Iulus hingegen zeigt nach den Untersuchungen Krugs einen recht komplizierten Verlauf der Tracheen, welche den Kopf und die vorderen Segmente versorgen. Es finden sich bei Iulus 2 laterale Tracheenbündel, welche von den hinteren Tracheentaschen des 5. und von den vorderen des 6. Segments ausgehen. Außerdem kommt noch ein medio-ventraler Stamm vor, welcher aus Tracheen gebildet wird, die von den Taschen des 4. und 5. Segments entspringen. Letzterer ist im Gegensatz zu Heteroporatia und Chordeuma besonders stark entwickelt und zieht nach dem Kopf, wo seine Tracheen sich in 2 Bündel auflösen, die nach den beiden Kopfhälften verlaufen.

Rossi beobachtete bei Iulus terrestris auch in den gewöhnlichen Körpersegmenten solche Längsstämme, die von den Tracheen verschiedener Taschen gebildet werden.

Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß bei den Diplopoden mit feinen, unverzweigten Tracheen die Tendenz besteht, größere Längsbänder zu bilden, welche sich aus Tracheen verschiedener Taschen zusammensetzen und mehrere Segmente durchziehen.

Bei Polydesmus und Craspedosoma haben wir 2 laterale Längsstämme, welche vom 4. und 5. Segment nach dem Kopf ziehen. Bei Chordeuma und Heteroporatia kommt noch ein medianes Band hinzu, welches wir auch bei Iulus wiederfinden und welches dort besonders stark entwickelt ist. Außerdem kommen bei Iulus auch in den anderen Rumpfsegmenten solche Längs-

bänder vor. Die hoch entwickelten Iuliden zeigen also einen recht komplizierten Verlauf der Tracheen. Wir haben schon erwähnt, daß sie auch 2 Arten von Tracheen besitzen.

Eine recht interessante vermittelnde Stellung nehmen die Opisthandria ein. Als typischen Vertreter wollen wir Glomeris näher kennen lernen.

Das Tracheensystem von Glomeris ist schon von BRANDT (1837), VOGES (1879) und VERHOEFF (1895) untersucht worden. Die Angaben dieser Autoren kann ich bestätigen, in einigen Punkten noch vervollständigen. Ich werde im folgenden auch eine Abbildung des gesamten Tracheensystems von Glomeris geben (Textfig. 12).

Betrachten wir zunächst die Tracheen in den doppelfüßigen Segmenten (Textfig. 11, vgl. auch Textfig. 12). Das Stigma, welches

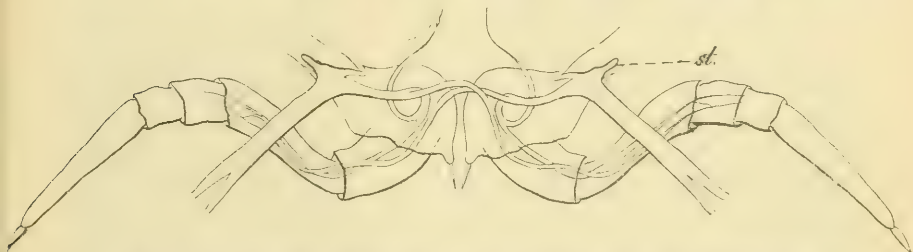


Fig. 11. Glomeris marginata. Ein Beinpaar mit Tracheentaschen, um den Verlauf des Innenastes zu zeigen.

„einen Querspalt von biskuitartiger Form mit gewulsteten Rändern“ bildet und sich lateral vor der Basis des Beines zwischen Coxa und der undeutlich ausgebildeten Ventralplatte befindet, hebt sich deutlich durch die gelbliche Färbung seines Chitinrandes von seiner dunkleren Umgebung ab. Im Innern sind kleine Chitinstacheln, welche den Eingang vor Verunreinigungen schützen. Die Oeffnung des Stigmas führt in eine nach dem hinteren Körperende gerichtete Röhre, die Tracheentasche, welche nach kurzem Verlaufe in eine größere laterale und eine kleinere mediale Trachee übergeht. Eine scharfe Grenze zwischen der Tracheentasche und den beiden Tracheen ist nicht vorhanden. Die deutliche Querstreifung der Tracheen setzt sich auch noch eine Strecke weit auf die Tracheentasche fort, so daß man diese als einen „metamorphosierten Tracheenabschnitt“ auffassen kann[1]). Die mediale Trachee führt in einem

1) Einen komplizierteren Bau der Tracheentaschen beschreibt VERHOEFF (Verh. d. naturh. Ver. d. preuß. Rheinl. u. Westfal.,

kurzen Bogen ventralwärts und nach vorn, sich mit großer Regelmäßigkeit in 2 Aeste spaltend. Der schwächere Ast versorgt das gegenüberliegende Bein, der stärkere teilt sich nochmals, indem er einen Ast nach dem Bein entsendet, vor dem das Stigma liegt, während der andere Ast nach oben geht und sich am Bauchmark ausbreitet (s. Textfig. 11).

Der größere laterale Schenkel zeigt kein so regelmäßiges Verhalten. Gewöhnlich sendet er 2 oder 3 Hauptstämme aus, die sich dann weiter verzweigen und besonders an den Darm herantreten. Vom 7. und den folgenden Tracheenpaaren geht lateral je ein langer Ast ab, welcher sich nach dem hinteren Körperende bis zu dem Analsegment erstreckt. Nach hinten nehmen die Tracheen mehr und mehr an Größe ab, woraus sich das eben erwähnte Verhalten erklären läßt. Vorstehende Beschreibung wird durch die Textfig. 12 erläutert.

Ganz anders ist der Verlauf der 3 ersten Tracheenpaare, welche von den früheren Autoren nur wenig berücksichtigt worden sind. Abgesehen davon, daß der laterale Röhrenschenkel des 1. und 2. Paares bedeutend steiler nach oben steigt (— in der Zeichnung kommt dies durch die Verkürzung zum Ausdruck —) und kürzere Verzweigungen aufweist, zeigen besonders die medialen Schenkel einen merkwürdigen Verlauf. Die des 1. und 2. Tracheenpaares entsenden je einen starken Ast nach vorn in den Kopf, welche sich gabelig teilen und dann weiter verzweigen. Außerdem geht je ein stärkerer Ast des 1. Tracheenpaares nach der gegenüberliegenden Seite des Kopfes. Die beiden letzteren kreuzen sich ventral in der Medianlinie. Es findet sich dann noch ein schwächerer Ast vor, der sich bald gabelig teilt. Die eine Hälfte versorgt das entsprechende Bein, die andere geht in das gegenüberliegende. Ein Verlauf, der also sehr an das Verhalten des medialen Astes in den doppelfüßigen Segmenten erinnert.

Die beiden letztgenannten Zweige finden sich auch bei dem

Bd. LII, 1895, p. 229) von Athrosphaera (Poc.), einer Zephroniide Ceylons. Hier ist es schon zur Ausbildung einer deutlichen Tracheentasche gekommen, welche sich scharf von den Tracheen unterscheidet durch die Dicke ihrer Wandung und ihre ganz andere Struktur, welche an die Skelettplatten erinnert. Der Innen- und Außenast der Tasche sind ungefähr gleich entwickelt. Das ganze Gebilde erinnert einigermaßen an die Tracheentaschen von Iulus, so daß Arthrosphaera in bezug auf die Tracheentaschen einen Uebergang zu den Proterandria darstellt.

3. Tracheenpaare, das im übrigen am meisten von der Norm abweicht. Die medialen Schenkel entsenden je einen ziemlich starken Ast nach oben gegen die Medianlinie des Körpers. Dieser Ast teilt sich gabelig und schickt einen langen kräftigen Ast nach vorn und einen ähnlichen nach hinten. Die beiden vorderen Aeste laufen parallel, während die hinteren, in Windungen gelegt, die ganze Länge des Körpers hindurch auf dem Bauchmark durchlaufen, nur wenige ganz schwache Zweige abgeben und nach dem Körperende zu konvergieren. Die beiden vorderen Aeste, die in den Kopf gehen, entsenden auf der entsprechenden Seite je einen Zweig in das 1. und 2. Bein, so daß also 3 Tracheen das 1. und 2. Bein versorgen, während in die übrigen Beine nur 2 größere Aeste gehen.

Der Verlauf der Tracheen ist bei beiden Geschlechtern derselbe. Die Anordnung richtet sich nach den Beinpaaren. Vorn haben wir 4 Segmente mit je einem Beinpaar, also auch 4 Tracheenpaare.

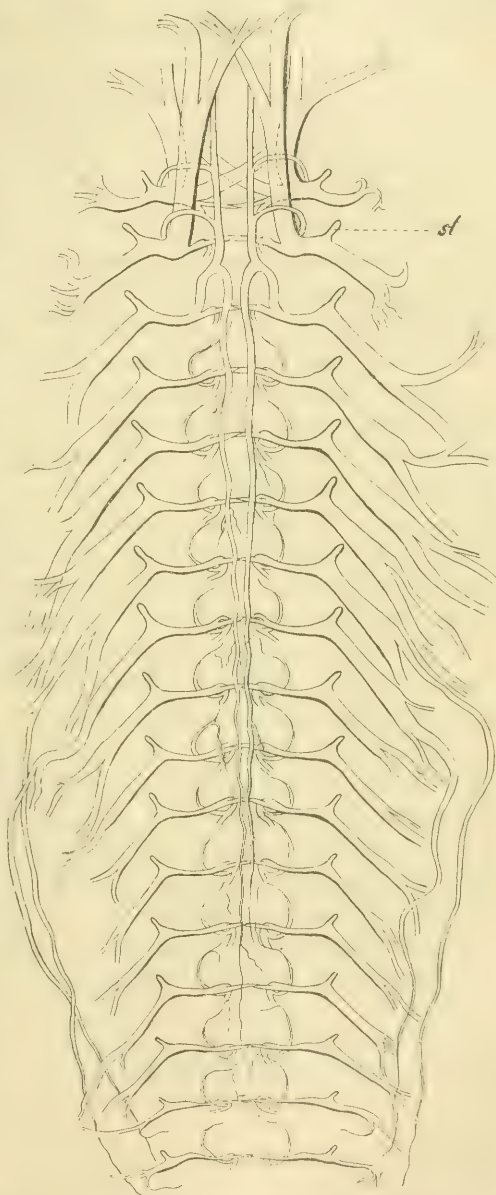


Fig. 12. Glomeris marginata. Das gesamte Tracheensystem. *st* Stigma.

Es folgen dann in beiden Geschlechtern 6 Doppelsegmente mit 12 Beinpaaren und 12 Tracheenpaaren. Das folgende 11. Segment verhält sich verschieden. Beim Weibchen trägt es ein gewöhnliches Beinpaar mit Stigma und Tracheentasche. Beim Männchen ist es mit einem bedeutend kleineren Beinpaare versehen, welches kein Stigma und keine Tracheentasche besitzt. Es folgt dann bei der männlichen Glomeris noch ein akzessorisches Segment mit 2 Paar Beinen. Das erste gleicht an Größe dem Beinpaare des vorigen 11. Segments, während das zweite und letzte zu Kopulationsfüßen umgewandelt ist. Beide entbehren auch der Tracheentaschen. Rudimente von Tracheentaschen konnte ich am 11. und 12. Segmente des Männchens nicht nachweisen. Die weiblichen Glomeris besitzen also im ganzen 17 Paare von Stigmen und Tracheentaschen, die männlichen weisen deren nur 16 Paar auf.

Nach der Ansicht Verhoeffs [1]) über die Rumpfsegmentation bei Glomeris würde die Verteilung der Tracheentaschen eine etwas andere sein. Genannter Autor läßt den Brustschild aus 2 Tergiten hervorgehen. Dadurch, daß er nun das 1. Rumpfsegment als beinlos annimmt und das 1. und 2. Beinpaar zum Brustschild rechnet, tritt eine Verschiebung eines Beinpaares und somit auch eines Tracheenpaares auf das 11. Segment ein, so daß dieses 2 Beinpaare und somit auch 2 Tracheenpaare bekommt.

Das reichverzweigte Tracheensystem der Glomeriden stellt schon eine hohe Stufe der Entwickelung dar und leitet über zu den Chilopoden und Insekten.

Andernteils zeigt es auch noch ursprüngliche Merkmale. Während bei Polydesmus, Iulus und Craspedosoma in den 3 ersten Segmenten die respiratorirche Funktion vollkommen erloschen ist, so haben wir bei Glomeris — nach den Anschauungen Verhoeffs über die Rumpfsegmentation — noch 2 Tracheentaschen, welche Tracheen entsenden, nämlich im 2. und 3. Segment. Nach Latzels Ansicht würde sogar jedem der 3 ersten Segmente noch eine Tasche mit Tracheen zukommen.

---

1) Verhoeff, K. W., Ueber Diplopoden, 5. (25.) Aufsatz. Zool. Anz., Bd. XXX, 1906, No. 24.

Literaturverzeichnis.

1) Attems, C., Graf, Die Myriopoden Steiermarks. Sitzungsber. d. Wien. Akad., Bd. CIV, 1895.
2) — „Myriopoden." Zoologische Ergebnisse der Reise des Grafen Eugen Zichy, Bd. II, Leipzig 1907.
3) Balbiani, E. G., Le tube digestif de Cryptops. Arch. de Zool. expérim. et génér., T. VIII, 1890.
4) Bode, Joh., Polyxenus lagurus de Geer. Ein Beitrag zur Anatomie, Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Chilognathen. Zeitschr. f. d. gesamt. Naturw., 3. Folge, Bd. II, 1877.
5) Brandt, Recueil des mémoires relatifs à l'ordre des Insectes Myriapodes. St. Pétersb. 1841.
6) — Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues von Glomeris marginata. Müllers Arch. f. Anat. und Physiol., 1837.
7) Bruntz, L., Sur la présence de reins labiaux et d'un organe phagocytaire chez les Diplopodes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, 5 janvier 1903.
8) — Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. de Biol., T. XX, 1904.
9) Causard, M., Recherches sur la respiration branchiale chez les Myriopodes diplopodes. Bull. scientifique de la France et de la Belgique, T. XXXVII, 1903.
10) Cook and Collins, The Craspedosomatidae of North America. Ann. New York Acad. of Sc., Vol. IX, 1895.
11) Cook, O. F., The diploped family Striariidae. Proc. U. St. Nat. Mus., Vol. XXI, 1899.
12) Duboscq, O., Recherches sur les Chilopodes. Arch. Zool. exp. et gén., 3. Sér., T. VI, 1899.
13) Effenberger, W., Die Tracheen bei Polydesmus. Zool. Anz., Bd. XXXI, 1907.
14) — Beiträge zur Kenntnis der Gattung Polydesmus. Inaug.-Diss. Jena, 1908.
15) Eisig, H., Die Capitelliden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monographie XVI, 1887.
16) Fanzago, F., Due note zoologiche. Padova 1874. a) Sopra un nuovo genere della classe dei Miriapodi. b) Sopra il bozzolo del Lysiopedalum carinatum.
17) Fabre, M., Recherches sur l'anatomie des organes réproducteurs et sur le développement des Myriapodes. Ann. d. Sc. Nat., 4. Sér., Zool., T. III, 1855.
18) Haase, E., Schlesiens Diplopoden. Zeitschr. f. Entomol., N. F. Heft 11, 1886.
19) — Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriapoden. Morpholog. Jahrb., Bd. XV, 1889.

20) Heathcote, F. G., The postembryonic development of Iulus terrestris. Philosophical Transact. of the Royal Society of London, Vol. CLXXIX, 1888.
21) Hennings, C., Das Tömösvarysche Organ der Myriopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXVI, 1904.
22) — Zur Biologie der Myriopoden II. Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904.
23) — Neuere Myriopodenarbeiten. Zool. Centralbl., Bd. XIII, 1906.
24) — Das Tömösvarysche Organ der Myriopoden II. Zeitschr. f. Zool., Bd. LXXX, 1906.
25) Heymons, R., Mitteilungen über die Segmentierung und den Körperbau der Myriopoden. Sitzungsber. d. Königl. Preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, Bd. XL, 1897.
26) — Die Entwickelungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, Heft 33, Stuttgart 1901.
27) Kennel, J., Entwickelungsgeschichte von Peripatus Edwardsii und P. torquatus. I und II. Arbeiten Zool. Inst. Würzburg, Bd. VII u. VIII, 1885 und 1886.
28) — Die Verwandtschaftsverhältnise der Arthropoden, Dorpat 1891.
29) Krug, H., Beiträge zur Anatomie der Gattung Iulus. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLII, 1906.
30) Latzel, R., Die Myriopoden der Oesterreich.-ungar. Monarchie. Wien 1880 und 1884.
31) Leydig, F., Zum feineren Bau der Arthropoden. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol., 1855.
32) Metschnikoff, E., Embryologie der doppelfüßigen Myriopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIV, 1874.
33) Nemeck, Zur Phylogenie einiger Diplopodenfamilien. Zool. Anz., 1901.
34) Newport, On the organs of reproduction and the development of the Myriapoda. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 1841.
35) Palmén, J. A., Zur Morphologie des Tracheensystems, Helsingfors, 1877.
36) Plateau, Recherches sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Myriapodes de Belgique. Mémoires de l'Académie Royale Belgique, T. XLII, 1878.
37) vom Rath, O., Beiträge zur Kenntnis der Chilognathen. Dissert. Straßburg i. E., Bonn 1896.
38) — Ueber die Fortpflanzung der Diplopoden. Ber. d. Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br., Bd. V, 1890.
39) Zur Biologie der Diplopoden. Ber. d. Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br., Bd. V, 1891.
40) Rossi, G., Sulla organizzazione dei Miriopodi. Ricerche fatte nel Labor. biolog., Vol. IX, Fasc. 1, 1902.

41) Rossi, G., Sull' apparecchio digerente dell' Iulus communis. Bull. della Società entomologica italiana, Firenze 1902.
42) Sedgwick, A., A monograph of the development of Peripatus capensis. Studies from the Morphological Laboratory in the University of Cambridge, Vol. IV, London 1888.
43) Silvestri, F., Sulla ghiandole cefaliche o anteriori del Pachyulus (Savi). Nota preliminare. Rev. Scuola sup. di Agricoltura, 1902.
44) — Note preliminari sulla morfologia dei Diplopodi. R. Sc. Lincei, Vol. VII, 1898.
45) Snethlage, E., Ueber die Frage vom Muskelsatz und die Herkunft der Muskelanlage bei den Arthropoden. Zool. Jahrb., Bd. XXI, 1905.
46) Stein, Fr., Ueber die Geschlechtsverhältnisse der Myriopoden und einiger anderer wirbelloser Tiere. Müllers Archiv für Anatomie und Physiologie, 1842, Heft 2 und 3.
47) Stuxberg, Bidrag til Skand. Myriop. in Öfvers. Vet.-Ak. Förh., Vol. XXVII, 1871, No. 8.
48) Treviranus, Vermischte Schriften, Bd. XI, 1817.
49) Verhoeff, K. W., Aphorismen zur Biologie, Morphologie, Gattungs- und Artsystematik der Diplopoden. Zool. Anzeiger, No. 476—478, 1895.
50) — Ein Beitrag zur Kenntnis der Glomeriden. Verh. d. nat. Ver. f. Rheinland und Westf., 52. Jahrg., 1895.
51) — Beiträge zur Kenntnis paläarkt. Myr., 3. Aufsatz: Zusammenfassende Darstellung der Aufenthaltsorte der mitteleuropäischen Diplopoden. Arch. f. Naturgeschichte, Bd. I, 1896, Heft 1.
52) — Zur Kenntnis paläarct. Myr., 4. Aufsatz: Ueber Diplopoden Tirols, der Ostalpen und anderer Gegenden Europas nebst vergleichend-morpholog. und biolog. Mitt. Arch. f. Naturgesch., 1896.
53) — Diplopoden Rheinpreußens und Beiträge zur Biologie und vergleichen Faunistik europäischer Diplopoden. Verh. d. nat. Ver. f. Rheinland und Westf., 1896.
54) — Verschiedene Aufsätze im Zoolog. Anz., 1897, 1898.
55) — Ueber Diplopoden aus Bosnien, Herzegowina und Dalmatien. II. und III. Teil, Chordeumidae und Lysiopetalidae. Arch. f. Naturgesch., 1897.
56) — Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Myriopoden. 5. Aufsatz: Uebersicht der europäischen Chordeumiden. Arch. f. Naturgesch., 1897.
57) — Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Myriopoden. 8. Aufsatz: Zur vergl. Morphol., Phylog., Gruppen- und Artsystematik der Chordeumiden. Arch. f. Naturgesch., 1899.
58) — Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Myriopoden. 13. Aufsatz: Zur vergl. Morphol., Phylog., Gruppen- und Artsystematik d. Ascopermophoren. Arch. f. Naturgesch., 1900.
59) — Ueber die Coxalsäcke der Dipl. und die phylogenet. Bedeutung der Colobognath. Zoolog. Anz., Bd. XXIV, 1901.

60) Verhoeff, K. W., Myriopoda (Chilipoda) in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. V, Abt. 2, 1902.
61) — Ueber die Interkalarsegmente der Chilopoden, mit Berücksichtigung der Zwischensegmente der Insekten. Arch. f. Naturgesch., Bd. I, Heft 3, 1903.
62) — Zur Phylogenie der Diplopoden. Zoolog. Anz., 1901.
63) — Ueber den Häutungsvorgang der Diplopoden. Nova Acta Leop. Car. Acad. Halle, Bd. LXXVII, 1901.
64) — Ueber Diplopoden. 5. (25.) Aufsatz: Zur Kenntnis der Gattung Gervaisia (Opisthandria). Zoolog. Anz., Bd. XXX, No. 24, 1906.
65) — Ueber Diplopoden. 6. (26.) Aufsatz: Tausendfüßler aus Brandenburg und andere Formen aus Ostdeutschland und Oesterreich-Ungarn. Mitt. aus dem Zoolog. Museum in Berlin, Bd. III, 1907, Heft 3.
66) Visart, Contribuzione alle studio del sistema digerente degli Artropodi. Bull. Soc. nat. Napoli, 1894.
67) Voges, E., Beiträge zur Kenntnis der Iuliden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXI, 1878.
68) — Das Tracheensystem von Glomeris. Zoolog. Anz., 1879.
69) — Das Respirationssystem der Scutigeriden. Zoolog. Anz., 1882.
70) Waga, A. F., Observations sur les Myriapodes. Guérin, Revue Zoolog. par la Soc. Cuv., 1839.
71) Ziegler, H. E., Die Tracheen bei Iulus. Zoolog. Anz., Bd. XXXI, 1907.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

adr Afterdrüse
ank Analklappe
ans Analschuppe
ant Antenne
bgw Bindegewebe
bl Bläschen
bm Bauchmark
bo Borste
bp Beinpaar
Br Beinrudiment
br Brücke
bst Beinstummel
chl Chitinleiste
cox Coxid
cut Cuticula
dep Darmepithel
drg Drüsengang
drz Drüsenzelle
ebl Endbläschen
ed Enddarm
fe Femoroid
fk Fettkörper
g Grannenapparat
geh Gehirn
h Fortsatz des Rinnenblattes
hdr hintere Speicheldrüse

hm hinterer mittlerer Höcker
hs hinterer seitlicher Höcker
k Kante
hph Hypopharynx
hyp Hypodermis
kdr Kopfdrüse
lgm Längsmuskulatur
lsch Leberschicht
md Mandibel
mdh Mundhöhle
mgf Malpighisches Gefäß
musk Muskularis
mspdr Mündung der Spinndrüse
mpr Mündung der Prostatadrüse
mtdr Mündung der tubulösen Drüse
mus Muskel
n Nerv
oes Oesophagus
ovd Ovidukt
pg Pigment
psf Pseudoflagellum
r Rute
ri Rinnenblatt
rm Ringmuskulatur
rs Receptacula seminis
schlsch Schleimschicht
sen Sehne
spgr Spinngriffel
sr Schlußring
st Stigma
tdr tubulöse Drüse
tpr Tunica propria
tr Tracheen
trt Tracheentasche
v Vulva
vm vorderer mittlerer Höcker
vpl Ventralplatte
vs vorderer seitlicher Höcker
zk Zellkern
z Zahn des Rinnenblattes

Tafel 11.

Fig. 1. Craspedosoma simile. Kopf mit den 8 vordersten Segmenten (I—VIII) von der Dorsalseite gesehen.

Fig. 2. Craspedosoma simile. Jugendform, Kopf mit den 7 vordersten Segmenten.

Fig. 3. Die beiden Ventralplatten eines Segmentes mit den Tracheentaschen in ihrer natürlichen Lage.

Fig. 4. Zwei Tracheenröhrchen, sehr stark vergrößert, mit den flachen Kernen.

Fig. 5. Ansicht des Hinterendes von Craspedosoma simile. Am Hinterrande des Schlußringes (*sr*) sieht man den einen Spinngriffel (*spgr*).

Fig. 6. Der Uebergang vom Mitteldarm zum Enddarm.

Fig. 7. Längsschnitt durch einen Teil der Spinndrüse. Daneben das Schema einer Zelle derselben.

Fig. 8. Ansicht eines Spinngriffels von oben.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch ein Borstenhöckerchen.

Fig. 10. Der Uebergang vom Oesophagus zum Mitteldarm im Längsschnitt.

Fig. 11. Histologisches Bild einiger Epithelzellen des Mitteldarms.

Fig. 12. Heteroporatia macrodon. Hinterer Gonopod.

Fig. 13. Heteroporatia simile (Attems). Der vordere Gonopod von hinten und oben gesehen.

Fig. 14. Heteroporatia macrodon. Der vordere Gonopod in derselben Ansicht.

Fig. 15. Ansicht von vorne auf die hintere Kante der hinteren Ventralplatte von Craspedosoma simile. Man sieht die mit der Ventralplatte verschmolzenen Coxen (*cox*), welche Pigment enthalten, und kleine Beinrudimente (*Br*).

Fig. 16. Craspedosoma simile. Ansicht einer Ventralplatte von unten.

Tafel 12.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch die ventrale Partie eines Segmentes. Der Innenast der Tracheentasche ist im Querschnitt getroffen.

Fig. 18. Sagittalschnitt durch den Basalteil eines Segmentes. Der Schnitt ist etwas weiter lateralwärts geführt. Die hintere Tracheentasche ist in ihrem unteren, etwas erweiterten Abschnitt getroffen.

Fig. 19. Sagittalschnitt, welcher noch weiter seitlich geführt ist als der in Fig. 18 abgebildete. Der Außenast der Tracheentasche zeigt sich uns im Querschnitt.

Fig. 20. Sagittalschnitt durch die Vulva, welcher die mächtige Drüse zeigt. *ovd* Ovidukt.

Fig. 21. Sagittalschnitt durch die Vulva, um die Receptacula seminis zu zeigen.

Fig. 22. Querschnitt durch den hinteren Teil des Kopfes, auf welchem das Endbläschen (*ebl*) getroffen ist.

Fig. 23. Histologisches Bild einiger Zellen des Endbläschens der tubulösen Drüse.

Fig. 24. Sagittalschnitt durch den Kopf, um die Ausführungsvorgänge der tubulösen Drüse (*mtdr*) und der hinteren Speicheldrüse (*mhdr*) zu zeigen.

Fig. 25. Querschnitt durch die beiden Kanäle der tubulösen Drüse.

Fig. 26. Querschnitt durch eines der vorderen Segmente, um die Lage der Drüsen zu zeigen.

Fig. 27. Sagittalschnitt durch das Hinterende, um die Afterdrüse zu zeigen.

Fig. 28. Sagittalschnitt durch die Wachstumszone eines geschlechtsreifen Tieres. Man sieht die Anlagen von 4 Beinpaaren.

Fig. 29. Sagittalschnitt durch die Anlage des vorderen Gonopoden auf einem Entwickelungsstadium mit 26 Segmenten.

Fig. 30. Sagittalschnitt durch das Hinterende eines Jugendstadiums. Man sieht den erweiterten Teil des Enddarms (*ed*), den letzten Abschnitt der Spinndrüsen (*spdr*) und 6 Beinstummel (*bst*).

Jahresbericht
der
Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena
für das Jahr 1908 erstattet von

Friedrich Maurer,
d. Z. I. Vorsitzender.

I. Sitzungen.

Im Jahre 1908 fanden 13 Gesamtsitzungen mit 13 Vorträgen, außerdem 7 Sitzungen der Sektion für Heilkunde mit 26 Vorträgen bezw. Demonstrationen statt.

Da Herr August Wagenmann die Wahl zum I. Vorsitzenden abgelehnt hatte, fand die 1. Gesamtsitzung unter Vorsitz des II. Vorsitzenden, Herrn L. Wolff statt. In dieser Sitzung wurde Herr Friedrich Maurer zum I. Vorsitzenden für das Jahr 1908 gewählt.

A. Gesamtsitzungen.

1. Sitzung am 17. Januar.

Herr Haeckel: Ueber Menschenschädel und Affenschädel.

2. Sitzung am 31. Januar.

Herr Strohmeyer: Die Psychiatrie in Jena am Anfange des 19. Jahrhunderts.

3. Sitzung am 14. Februar.

Herr v. Nathusius: Die Beziehungen zwischen Form und Leistung mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes.

4. Sitzung am 28. Februar.

Herr Eggeling: Darmrelief und Ernährung.

5. Sitzung am 8. Mai.

Herr Krause: Die biologischen Einwirkungen der Röntgenstrahlen auf Bakterien, Pflanzensamen, Infusorien, tierisches und menschliches Gewebe.

6. Sitzung am 22. Mai.

Herr Binswanger: Gefäßerkrankungen des Gehirns.

7. Sitzung am 19. Juni.

Herr Köhler: Ein Demonstrationsapparat für Versuche mit polarisiertem Licht.

8. Sitzung am 3. Juli.

Herr Riedel: Krankheiten und Krankenhäuser in der Türkei und in Griechenland.

9. Sitzung am 17. Juli.

Herr Ambronn: Die Vorgänge bei der Erhärtung des Gipses und des Zementes.

10. Sitzung am 6. November.

Herr Raehlmann: Die Bedeutung der Farbenblindheit für die Physiologie der Farbenempfindung (mit Demonstration).

11. Sitzung am 20. November.

Herr Rabe: Die Alkaloide der Chinarinde.

12. Sitzung am 4. Dezember.

Herr Philippi: Die Kreideküste Rügens.

13. Sitzung am 18. Dezember.

Herr Marc: Der Molekularzustand der kristallisierten Materie.

B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde.

(Nach Mitteilung von Herrn Professor Dr. E. Hertel.)

1. Sitzung am 30. Januar.

Herr Binswanger: Ueber Syphilis des Zentralnervensystems.

2. Sitzung am 27. Februar.

1) Herr JACOBSTHAL: a) Abgekapselte subkutane Fibrome an Hand und Fuß.
b) Radiusfrakturen mit volarer Verschiebung des Fragmentes.
2) „ BERGER: Demonstration.
3) „ WAGENMANN: Demonstration.

3. Sitzung am 4. Juni.

1) Herr HAUBOLD: Ueber Knochensyphilis (Röntgenbilder).
2) „ KRAUSE: a) Ueber Chrysarobinvergiftung.
b) Ueber vasomotorische Neurosen.
c) Zur Kasuistik der Röntgendermatitiden.

4. Sitzung am 9. Juli.

1) Herr LOMMEL: Zur Physiologie und Pathologie des Flimmerepithels der Atmungsorgane.
2) „ STINTZING: Zur KORSAKOWschen Krankheit.
3) „ GROBER: Pseudo-Lebercirrhose bei Kaninchen.
4) „ BENNECKE: Demonstrationen: a) Salzsäurevergiftung.
b) Harnblasenerweiterung.
5) „ REICHMANN: Leukämischer Befund bei Carcinom.

5. Sitzung am 23. Juli.

1) Herr BINSWANGER: Demonstration eines Falles von Hirntumor.
2) „ SEIGE: Ueber 2 Fälle schwerer Gehirnverletzung und deren Folgezustände.
3) „ SCHÜTZ: Ueber die Neurofibrillenfärbung mit Demonstration von Präparaten.

6. Sitzung am 3. Dezember.

1) Herr HERTEL: a) Die Projektionseinrichtung der Augenklinik.
b) Ueber eine wesentliche Verbesserung der Stargläser mit Demonstration.
2) „ WAGENMANN: Mitteilungen.
3) „ HESSE: Ueber Kiefercysten.
4) „ KRAUSE: Demonstrationen.

7. Sitzung am 17. Dezember.

1) Herr STICKEL: Geburtsstörungen durch Mißbildungen.
2) „ BUSSE: Ueber die Fehlergröße beim Opsoninversuch.
3) „ HARTMANN: Ueber die Gerinnungszeit des Blutes.

II. Bibliothekarischer Bericht.

In den Tauschverkehr der Gesellschaft sind neu aufgenommen:

1) Laboratorio di Zoologia generale e agraria in Portici.

2) Faculté des Sciences de l'Université de Rennes.

3) Siebenbürgischer Verein für Naturwissenschaften in Hermannstadt.

Für die ihr gemachten Schenkungen spricht die Gesellschaft hierdurch ihren Dank aus.

Verzeichnis der im Jahre 1908 im Schriftenaustausch oder als Geschenk eingegangenen Veröffentlichungen:

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Deutsches Reich.	
1)	Berlin	Deutsche Chemische Gesellschaft	Centralblatt.
2)	"	Gesellschaft naturforsch. Freunde	Sitzungsberichte. Archiv für Biontologie.
3)	Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
4)	"	Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde	Sitzungsberichte.
5)	Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
6)	Erlangen	Physikalisch-medizinische Sozietät	Sitzungsberichte.
7)	Frankfurt a. M.	Senckenberg. naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
8)	"	" " "	Berichte.
9)	Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
10)	Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Acta nova.
11)	"	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
12)	"	Thüringisch - Sächsischer Naturwissenschaftlicher Verein	Zeitschr. f. Naturwissenschaften.
13)	Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
14)	"	" "	Verhandlungen.
15)	Helgoland	Biologische Anstalt	Veröffentlichungen.
16)	Jena	Dr. Fischer	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik etc.
17)	"	" "	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Ontogenie etc.
18)	Kiel	Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	Veröffentlichungen.
19)	Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
20) Leipzig	W. Engelmann	Morphologisches Jahrbuch.
21) Magdeburg	Museum für Natur- und Heimatkunde	Abhandlungen u. Berichte.
22) München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
23) „	„ „	Sitzungsberichte.
24) „	„ „	Festreden.
25) Reinerz	Schlesischer Bädertag	Verhandlungen.
26) Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
27) „	„ „ „	Verhandlungen.

Oesterreich-Ungarn.

28) Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
29) Hermannstadt	Siebenbürgischer Verein für Naturwissenschaften	Verhandlungen u. Mitteilungen.
30) Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
31) „	„ „ „	Katalog Literatury Naukowej Polskiej.
32) Prag	K. Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte.
33) „	„ „	Jahresberichte.
34) Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
35) „	„ „	Sitzungsberichte.
36) „	„ „	Anzeiger.
37) „	„ „	Mitteilungen der Erdbeben-Kommission.
38) „	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
39) „	„ „	Verhandlungen.
40) „	„ „	Abhandlungen.
41) „	K. K. Zoolog.-botan. Gesellsch.	Verhandlungen.

Schweiz.

42) Bern	Schweizer. Naturf. Gesellsch.	Denkschriften.
43) „	„ „ „	Verhandlungen.
44) „	„ „ „	Compte Rendu.
45) „	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
46) Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
47) „	„ „ „	Mémoires.
48) „	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
	Italien.	
49) Bologna	Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna	Memorie.
50) "	" "	Rendiconti.
51) Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale.
52) "	" " "	Bullettino.
53) "	Società Entomologica Italiana	Bullettino.
54) Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
55) "	" " " "	Memorie.
56) Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
57) "	" "	Rendiconti.
58) "	Zoologische Station	Mitteilungen.
59) Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti: 1) Memorie.
60) "	" " " "	2) Processi verbali.
61) Portici	Laborator io di oologia generale e agraria	Bolletino.
62) Rom	Laboratorio di Anatomia normale	Ricerche.
63) Turin	Redaktion	Archivio per le Scienze Mediche.
64) "	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
65) "	" "	Atti.
66) "	" "	Osservazioni meteorologiche.
	Monaco.	
67) Monaco	Musée océanographique	Bulletin.
	Frankreich.	
68) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
69) "	" " "	Mémoires.
70) Marseille	Musée d'Histoire natur. (Zoologie)	Annales.
71) "	Faculté des Sciences	Annales.
72) Paris	Musée d'Histoire naturelle	Archives.
73) "	" " "	Bulletins.
74) "	Redaktion	L'Année Biologique.
75) "	Société de Biologie	Comptes Rendus.
76) "	Société zoologique de France	Mémoires.
77) "	" " "	Bulletin.
78) "	Redaktion	Archives de Zoologie expérimentale.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
79)	Rennes.	Faculté des Sciences.	Travaux scientifiques de l'Université de Rennes.
80)	Villefranche-sur-Mer (Alpes maritimes)	Laboratoire russe de Zoologie	Wissensch. Ergebnisse einer zoolog. Expedit. n. d. Baikalsee.
		Belgien.	
81)	Antwerpen	Algemeen paedologisch Gezelschap	Paedologisch Jaarboek.
82)	Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts, Classe des sciences	Bulletins.
83)	„	„ „	Mémoires.
84)	„	„ „	Mém. couronnés (8°).
85)	„	„ „	Mém. cour. (4°).
86)	„	„ „	Annuaire.
87)	„	Société entomologique	Annales.
88)	Löwen	Redaktion	La Cellule.
89)	Lüttich	„	Archives de Biologie.
		Holland.	
90)	Amsterdam	K. Akademie van Wetenschapen, Wis- en natuurkundige Afdeel.	Verhandelingen.
91)	„	„ „	Verslagen.
92)	„	„ „	Jaarboek.
93)	's Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
94)	Haarlem	Musée Teyler	Archives.
95)	Leiden	Nederlandsche Dierkundige Vereeniging	Tijdschrift.
96)	„	„ „	Aanwinsten v. de Bibliothek.
97)	„	Redaktion	Botanisches Centralblatt.
		Großbritannien.	
98)	Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
99)	„	„ „	Proceedings.
100)	Dublin	R. Dublin Society	Economic Proceedings.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
101)	Dublin	R. Dublin Society	Scientific Proceedings.
102)	"	" "	Scientific Transactions.
103)	Edinburgh	Royal Society	Transactions.
104)	"	" "	Proceedings.
105)	"	R. Physical Society	Proceedings.
106)	London	Linnean Society	Transactions.
107)	"	" "	Journal.
108)	"	" "	Proceedings.
109)	"	" "	The Darwin-Wallace Celebration. London 1908.
110)	"	R. Microscopical Society	Journal.
111)	"	Royal Society	Philosoph. Transactions.
112)	"	" "	Proceedings.
113)	"	" "	Year Book.
114)	"	" "	Reports to the Malaria Committ.
115)	"	" "	Reports to the Evolution Committee.
116)	"	" "	Reports of the Committee for the investigation of mediterranean fever.
117)	"	" "	Beattie, Report of a magnetic survey of South Africa. London 1909.
118)	"	Zoölogical Society	Transactions.
119)	"	" "	Proceedings.
120)	"	" "	List of Fellows.
121)	"	Redaktion	Annals and Magazine of Natural History.
122)	Oxford	"	Quarterly Journal of Microscopical Science.

Dänemark.

123)	Kopenhagen	K. Danske Videnskab. Selskab	Skrifter.
124)	"	" " "	Oversigt.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Norwegen.	
125)	Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
126)	"	" " "	Norsk Magazin.
		Schweden.	
127)	Stockholm	Redaktion	Nordiskt Medicinskt Arkiv.
128)	"	Svenska Läkare-Sällskap	Hygiea.
129)	"	" " "	Förhandlingar.
130)	"	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
131)	"	" "	Bihang.
132)	"	" "	Öfversigt.
133)	"	" "	Lefnadsteckningar.
134)	"	" "	Arkiv för Botanik.
135)	"	" "	" " Kemi.
136)	"	" "	" " Mathematik.
137)	"	" "	" " Zoologi.
138)	"	Nobelinstitut	Meddelanden.
139)	Upsala	Kongl. Vetenskapssocietet	Nova Acta.
140)	"	Universität	Bulletin of the Geolog. Instit.
141)	"	"	Läkare-Förenings Förhandlingar.
		Rußland.	
142)	Helsingfors	Finska Vetenskaps-Societet	Acta.
143)	"	" " "	Ofversigt.
144)	"	" " "	Bidrag till Kännedom of Finnlands Natur och Folk.
145)	"	" " "	Observations météorolog.
146)	"	" " "	Meteorologisches Jahrbuch für Finnland.
147)	Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Bulletin.
148)	"	" " " "	Nouveaux Mémoires.
149)	St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
150)	"	" "	Bulletin.
151)	"	" "	Bibliothèque géolog. de la Russie.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
152) St. Petersburg	Akademie der Wissenschaften	Bulletin.
153) „	„ „ „	Catalogue des livres publiés.
154) „	Institut Impér. de Médecine expérimentale	Archives des Sciences biologiques
	Afrika.	
155) Kapstadt	Department of Agriculture	Annual Report of the Geological Commission.
	Nordamerika.	
	I. Canada.	
156) Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings and Transactions.
157) Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.
	II. Vereinigte Staaten.	
158) Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
159) „	„ „ „ Biological Laboratory	Memoirs.
160) „	Redaktion	Journal of experimental Zoölogy.
161) Boston	Society of Natural History	Memoirs.
162) „	„ „ „ „	Proceedings.
163) „	„ „ „ „	Occasional Papers.
164) Brooklyn	Museum of the Brooklyn Institute of Arts and Sciences	Memoirs of natural Sciences.
165) Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
166) „	„ „ „ „	Annual Report.
167) „	„ „ „ „	Bulletins.
168) „	Redaktion	The American Naturalist.
169) Chicago	Academy of Sciences	Bulletin.
170) „	„ „ „	Bulletin of the Geol. and. Nat. Hist. Survey.
171) Cincinnati	Lloyd Library	Bulletin of the Lloyd Library of botany, pharmacy and materia medica.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
172)	Granville (Ohio)	Scientific Laboratories of Denison University	Bulletin.
173)	St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
174)	„	Academy of Science	Transactions.
175)	New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
176)	„	Redaktion	The Americ. Journal of Science.
177)	Philadelphia	Redaktion	Journal of Comparative Medicine.
178)	„	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
179)	Tufts College (Mass.)		Studies.
180)	Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
181)	„	„ „ „	Special Bulletins.
182)	„	„ „ „	Proceedings.
183)	„	Smithsonian Institution	Report.
184)	„	U. S. Geological Survey	Bulletins.
185)	„	„ „ „	Annual Reports.
186)	„	„ „ „	Monographs.
187)	„	„ „ „	Mineral Resources.
188)	„	„ „ „	ProfessionalPaper
189)	„	Carnegie Institution	Publications.

Südamerika.

I. Chile.

190)	Santiago	Société scientifique du Chili	Actes.

II. Argentinien.

191)	Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.

III. Brasilien.

192)	S. Paulo	Museu Paulista	Revista.
193)	„	„ „	Catalogos da Fauna Brazileira
194)	„	„ „	Notas preliminares
195)	Rio de Janeiro	Museu Nacional	Archivos.

Australien.

196)	Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
197)	„	„ „ „ „	Transactions.
198)	Sydney	The Australian Museum	Records.

199)	Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Proceedings.
200)	„	„ „ „ „ „ „	Abstracts of Proceedings.
201)	„	Linnean Soc. „ „ „ „	Proceedings.
202)	„	Australasian Association	Report.

Japan.

203)	Tokio	College of Science, Imperial University	Journal.
204)	„	Medizinische Fakultät der K. Universität	Mitteilungen.
205)	„	Tōkyō Imperial University	Calendar.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1908:

1) Jenaische Zeitschrift, Bd. XLIII oder N. F. Bd. XXXVI Heft 3—4, und Bd. XLIV oder N. F. Bd. XXXVII Heft 1—2.

2) Denkschriften: Semon, Forschungsreisen, Lieferung 28, 30, 31, 32 oder Denkschriften, Bd. VI, II, Lieferung 4, Bd. VII, Lieferung 4, Bd. IV, Lieferung 6, Bd. VI, II, Lieferung 5.

3) Schultze, Forschungsreise, Bd. I, Lieferung 1. 2 oder Denkschriften, Bd. XIII, I, Lieferung 1. 2.

III. Kassenbericht,

erstattet vom II. Vorsitzenden L. Wolff.

Die Einnahmen betrugen:

Mitgliederbeiträge und Eintrittsgelder	639 M.	—	Pfg.
Abonnenten der Jenaischen Zeitschrift	36 „	—	„
Jährlicher Beitrag der G. H. Regierungen	1800 „	—	„
	2475 M.	—	Pfg.

Die Ausgaben betrugen:

Robert Koch-Stiftung	50 M.	—	Pfg.
Verwaltungskosten	196 „	8	„
Druckkosten und Versand der Jenaischen Zeitschrift	1600 „	—	„
	1846 M.	8	Pfg.

Der Vermögensbestand betrug:

Bar in der Kasse	126 M.	78	Pfg.
auf der Sparkasse	3330 „	55	„
Zinsen 1908	111 „	74	„
	3569 M.	7	Pfg.

Zuwachs: 740 M. 66 Pfg.

Die Abrechnung wurde von Herrn Thomae geprüft und richtig befunden.

IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1908:
Friedrich Maurer, I. Vorsitzender,
Ludwig Wolff, II. Vorsitzender und Kassenwart,
Friedrich Maurer, Herausgeber der Zeitschrift,
Karl Brandis, Bibliothekar.

Die Tauschkommission bestand aus dem Vorstand und den Herren Gustav Fischer sen., Ernst Stahl, Adolf Winkelmann.

Die Wahl des I. Vorsitzenden für 1909 in der Schlußsitzung fiel am 18. Dezember auf

Herrn Heinrich Ernst Ziegler.

Die andern Mitglieder des Vorstandes sowie die Tauschkommission wurden durch Zuruf wiedergewählt.

Ausgetreten ist im Jahre 1908

Dr. phil. Reich.

Neu aufgenommen wurden die Herren:

Privatdozent Dr. Fecht, Dr. Wilhelm Schneider, Dr. Brinckmann, Dr. Dankwortt, Dr. Gaidukow.

Am Schlusse des Jahres setzte sich die Gesellschaft zusammen aus 3 Ehrenmitgliedern und 102 ordentlichen Mitgliedern.

Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren:

	Jahr der Ernennung
Karl Schimper († 1867)	1855
Dietrich Georg Kieser († 1862)	1857
Radlkofer †	1858
Louis Soret († 1890)	1864
Albert von Bezold († 1868)	1866
Thomas Huxley († 1895)	1867
Carl Gegenbaur († 1903)	1873
Matthias Jacob Schleiden († 1881)	1878
Oskar Schmidt († 1886)	1878
Charles Darwin († 1882)	1878
Franz von Ried († 1895)	1892
Ottomar Domrich († 1907)	1892

I. Ehrenmitglieder.

	Jahr der Ernennung
1) Prof. Dr. Ernst Haeckel, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena	1894
2) Prof. Dr. Bernhard Sigismund Schultze, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena	1897
3) Dr. Gustav Fischer sen., Geh. Kommerzienrat, Jena	1902

II. Ordentliche Mitglieder.

			Jahr der Aufnahme
1)	Prof. Dr. Hermann Ambronn	Jena	1899
2)	Prof. Dr. Günther Anton	„	1902
3)	Prof. Dr. Felix Auerbach	„	1889
4)	Dr. Karl Baedeker, Privatdozent	„	1907
5)	Prof. Dr. Karl von Bardeleben, Hofrat	„	1873
6)	Prof. Dr. Hans Berger	„	1898
7)	Prof. Dr. Wilhelm Biedermann, Geh. Hofrat	„	1888
8)	Dr. med. G. Binder, prakt. Arzt	„	1900
9)	Prof. Dr. Otto Binswanger, Geh. Med.-Rat	„	1882
10)	Dr. med. Fritz Bockelmann, Geh. Sanitätsrat	Rudolstadt	1875
11)	Dr. K. Brandis, Bibliotheksdirektor	Jena	1904
12)	K. Brauckmann, Institutsdirektor	„	1900
13)	Dr. phil. Brinckmann	„	1908
14)	Prof. Dr. Berthold Delbrück	„	1885
15)	Prof. Dr. Wilhelm Detmer, Hofrat	„	1875
16)	Prof. Dr. Hugo Dinger	„	1905
17)	Prof. Dr. Wilhelm Edler	„	1901
18)	Dr. Heinrich Eggeling, Wirkl. Geheimrat, Exz., Universitäts-Kurator	„	1887
19)	Prof. Dr. Heinrich Eggeling, Prosektor	„	1902
20)	Dr. med. Gustav Eichhorn, prakt. Arzt	„	1891
21)	Prof. Dr. Hermann Engelhardt, Med.-Rat	„	1888
22)	Dr. M. Engelhardt, prakt. Arzt	„	1905
23)	Dr. phil. Otto Eppenstein	„	1906
24)	Dr. phil. J. Fecht, Privatdozent	„	1908
25)	Dr. med. Fiebig, Stabsarzt	„	1904
26)	Dr. Gustav Fischer jun.	„	1907
27)	Prof. Dr. Paul Fraisse	„	1899
28)	Prof. Dr. Karl Franz	„	1904
29)	Prof. Dr. Gottlob Frege, Hofrat	„	1874
30)	Dr. Ernst Frey, Privatdozent	„	1906
31)	Dr. Christian Gänge, Privatdozent	„	1875
32)	Prof. Dr. August Gärtner, Geh. Hofrat	„	1886
33)	Dr. phil. Gaidukow	„	1908
34)	Prof. Dr. Ernst Giese	„	1893
35)	Prof. Dr. Georg Götz, Geh. Hofrat	„	1889
36)	Dr. med. Karl Graf, prakt. Arzt	„	1898
37)	Prof. Dr. Julius Grober	„	1899
38)	Prof. Dr. Ernst Hertel	„	1898
39)	Dr. phil. Herschkowitsch	„	1901
40)	Dr. Gustav Hesse, Privatdozent	„	1907
41)	Dr. phil. Otto Hildebrandt	„	1906
42)	Prof. Dr. Heinrich Immendorff	„	1901
43)	Dr. Heinrich Jacobsthal, Privatdozent	„	1906
44)	Prof. Dr. Heinrich Kionka	„	1901

		Jahr der Aufnahme
45) Prof. Dr. Otto Knopf	Jena	1889
46) Prof. Dr. Ludwig Knorr, Geh. Hofrat	"	1889
47) Rudolf Koch, Bankier, Kommerzienrat	"	1893
48) Dr. phil. Köhler	"	1900
49) Prof. Dr. Karl Kolesch	"	1891
50) Prof. Dr. Paul Krause	"	1907
51) Dr. phil. Hans Lehmann	"	1907
52) Prof. Dr. Albert Leitzmann	"	1901
53) Prof. Dr. Gottlob Linck, Geh. Hofrat	"	1894
54) Prof. Dr. Felix Lommel	"	1902
55) Prof. Dr. Wilhelm Lubosch	"	1902
56) Dr. phil. Marburg	"	1902
57) Dr. phil. Robert Marc, Privatdozent	"	1906
58) Prof. Dr. Hermann Matthes	"	1900
59) Prof. Dr. Friedrich Maurer, Geh. Hofrat	"	1901
60) Dr. med. et jur. Theodor Meyer, Privatdozent	"	1907
61) Prof. Dr. Wilhelm Müller, Geh. Rat	"	1865
62) Prof. Dr. Johannes Niedner	"	1905
63) Prof. Dr. Alfred Noll	"	1901
64) Dr. phil. Max Pauly, Fabrikdirektor a. D.	"	1897
65) Prof. Ernst Pfeiffer, Institutsdirektor	"	1887
66) Dr. phil. Hans Philipp	"	1907
67) Prof. Dr. Emil Philippi	"	1906
68) Oberlehrer Ernst Piltz	"	1893
69) Dr. phil. Karl Pulfrich	"	1891
70) Prof. Dr. Paul Rabe	"	1899
71) Prof. Dr. Raehlmann, Kais. Russ. Staatsrat	Weimar	1905
72) Prof. Rudolf Rau	Jena	1902
73) Prof. Dr. Bernhard Riedel, Geh. Med.-Rat	"	1889
74) Dr. phil. Paul Riedel	"	1893
75) Prof. Dr. Eduard Rosenthal	"	1897
76) Dr. med. Schäfer, Direktor der Psych. Klinik	Roda	1904
77) Dr. phil. Otto Schott, Fabrikleiter	Jena	1882
78) Dr. phil. Richard Schröder, Verlagsbuchhändler	"	1904
79) Paul Schultze, Rat	"	1879
80) Prof. Dr. Leonhard Schultze	"	1899
81) Prof. Dr. Friedrich Schulz	"	1898
82) Prof. Dr. Moritz Seidel, Geh. Med.-Rat	"	1864
83) Dr. med. Lucas Siebert, Med.-Rat	"	1881
84) Dr. phil. Siedentopf	"	1900
85) Dr. med. Franz Spiller, Stabsarzt	"	1905
86) Prof. Dr. Ernst Stahl	"	1881
87) Prof. Dr. Roderich Stintzing, Geh. Med.-Rat	"	1890
88) Prof. Dr. Rudolf Straubel	"	1894
89) Dr. med. Wilhelm Strohmayer, Privatdozent	"	1902
90) Prof. Dr. Johannes Thomae, Geh. Hofrat	"	1879
91) Dr. phil. Hermann Türck, Privatgelehrter	"	1900

		Jahr der Aufnahme
92) August Vogt, Landkammerrat	Jena	1897
93) Prof. Dr. Eduard Vongerichten	„	1902
94) Prof. Dr. August Wagenmann, Geh. Med.-Rat	„	1892
95) Dr. phil. Karl Walther, Privatdozent	„	1903
96) Dr. phil. Ernst Wandersleb	„	1906
97) Dr. med. Warda, Nervenarzt	Blankenburg	1904
98) Dr. med. Weinert, prakt. Arzt	Jena	1897
99) Prof. Dr. Adolf Winkelmann, Geh. Hofrat	„	1886
100) Dr. phil. Wilhelm Winkler, Privatgelehrter	„	1887
101) Prof. Dr. Ludwig Wolff	„	1892
102) Prof. Dr. Heinrich Ernst Ziegler	„	1898

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3689

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

SECHSUNDVIERZIGSTER BAND

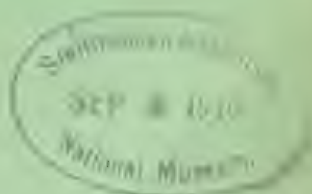
NEUE FOLGE, NEUNUNDDREISSIGSTER BAND

ZWEITES UND DRITTES HEFT

MIT 3 KURVEN, 11 TAFELN UND 73 FIGUREN IM TEXT

Inhalt:

PREIS: 30 MARK.





JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1910

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 24. August 1910.

Entstehung der weissen Blutkörperchen und der Milz bei Bufo vulgaris.

Von

Harald Mietens.

Hierzu Tafel 13 und 14 und 4 Figuren im Text.

Die Literatur über embryonale Blutentwickelung bezieht sich zum größten Teil auf Säugetiere. Welchen Wert haben diese Angaben für vorliegende Untersuchung, die an ganz andersartigem Material ausgeführt ist? Diese Frage ist neuerdings in engeren Grenzen in Diskussion gezogen worden. In einem Referat über den Stand der Lehre von der Blutentwickelung der Säuger warnt Schridde (48) vor Verallgemeinerung der an einzelnen Säugetieren gewonnenen Resultate. Er führt dabei das Beispiel der Oesophagusentwickelung an. Beim Kaninchen ist der Entwickelungsmodus grundverschieden von dem des menschlichen Oesophagus. Dennoch ist das Endresultat bei beiden ein gleiches.

Solche Beobachtungen liegen in der Literatur zahlreich vor. So in der neuesten Arbeit Hammars (14) über die Teleostierthymus bezüglich der Entstehung der Thymusschichten, die in ihrem Bau eine unzweifelhafte Analogie mit entsprechenden Schichten der Säugerthymus haben. „Den gleichbenannten Schichten, z. B. der Säugerthymus homolog sind die fraglichen Schichten allerdings nicht. In jenen entwickelt sich ja die Randschicht aus den dem Bindegewebe am nächsten liegenden Retikulumzellen, das Mark aber differenziert sich, wo die ursprünglich hohle Thymusanlage ihre Lichtung hatte, d. h. der freien Oberfläche des Epithels entsprechend; also wie man sieht eine Schichtung, die geradezu die entgegengesetzte der Teleostierthymus ist."

Ferner sind, wie weiter unten genauer ausgeführt, die roten Blutkörperchen der Krötenlarve mit den Erythrocyten eines Säugers keineswegs zu vergleichen. Sie scheinen vielmehr einer kleinen Gruppe hämoglobinhaltiger Zellen homolog zu sein, die in

den ersten Stadien der Säugetierentwickelung auftritt und sehr bald wieder zugrunde geht, um einer neuen Blutzellengeneration Platz zu machen.

Solche Konvergenzen mehren sich, je weiter die betreffenden Tierarten in der phyletischen Leiter auseinanderstehen.

Nun haben aber alle diese Beispiele einen beschränkten Wert. Ich kann Maximow (30) völlig beistimmen, wenn er in einer Kritik der Schriddeschen Arbeit die Verschiedenheiten der Oesophagusentwickelung als bloß eine spezielle Erscheinung der Ontogenese bezeichnet. Eine derartige Konvergenz für so umfangreiche Systeme wie Differenzierung des Blutes, ist selbst in weit auseinanderstehenden Klassen äußerst wenig wahrscheinlich. Ich habe im Verlauf dieser Untersuchung die Ueberzeugung gewonnen, daß der Grundplan der Blutbildung bei Amphibien und Säugern derselbe ist. Der Mutterboden für die einzelnen Zellgattungen ist identisch. In der näheren Ausführung des Planes sind allerdings, wie schon a priori wahrscheinlich, vielfach Abweichungen vorhanden. Die Einzelbefunde bei der einen Tierklasse dürfen auch keineswegs für die andere als maßgebend bezeichnet werden. Es bleibt aber von großem Interesse, die gewonnenen Resultate einander gegenüberzustellen, da damit wertvolle Aufschlüsse über die Phylogenese des Blutes erlangt werden können.

Die weitgehende Differenz der einzelnen Untersuchungen wird leider nur zum Teil auf tatsächliche Verschiedenheiten zurückzuführen sein. Vielmehr muß der Grund bereits in unseren Untersuchungsmethoden gesucht werden. Es handelt sich darum, feinste Veränderungen, oft die Richtung einer Bewegung in fixierten Präparaten, festzustellen. Nur auf Umwegen, durch Vergleichung der aufeinanderfolgenden Stadien, durch Berücksichtigung der Nebenumstände läßt sich der wahre Sachverhalt herauskonstruieren. Bedenkt man, daß die in Frage kommenden Gewebe von vornherein durch außerordentliche Variabilität ausgezeichnet sind, daß ferner bei den verschiedensten Untersuchungen mit verschiedenen Fixierungs- und Färbungsmitteln etc. gearbeitet wurde, so wird es klar, daß Fehlerquellen reichlich vorhanden sein müssen. Ein Blick auf die Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten bloß über die Blutbildung in der Säugerleber (Mollier) genügt, um das Gesagte zu illustrieren.

Ich untersuchte Larven von Bufo vulgaris. Es kamen hauptsächlich Stadien von etwa 5—10 mm Mund-Afterlänge in Betracht. Von den Fixierungsmitteln erwies sich am vorteilhaftesten

das Pikroformol nach Bouin (75 Pikrinsäure, kalt gesättigt, 25 Formol, 5 Essigsäure). Die Maße brauchen nicht genau eingehalten zu werden. Auch Chromessigsäure ergab gute Resultate, ebenso für ganz junge Tiere Pikrosublimat (gleiche Teile). Dagegen erwies sich die Zenkersche Flüssigkeit auch bei ganz kurzdauernder Behandlung als wenig tauglich: das feine Bindegewebe schrumpft stark und namentlich die roten Blutkörperchen werden in ihrer Struktur stark geschädigt. Von den Färbungen gebrauchte ich die Giemsalösung und eine Kombination von Hansens Hämatoxylin und einer Mischung von Bordeauxrot und Orange (HBO). Die mit Hämatoxylin gefärbten Schnitte kamen in eine schwach alkoholische Lösung von je 10 Tropfen Orange (ges. in 96-proz. Alk.) und einer wässerigen Bordeauxlösung auf 50 ccm Flüssigkeit. Die Färbungsdauer ist ganz verschieden, je nach der Fixierung. Ich erhielt auf diese Weise vielfach klarere Bilder als mit der Giemsalösung. Diese ergibt ausgezeichnete Resultate für die Unterscheidung der einzelnen Zellarten, schien mir aber weniger für die Darstellung des bindegewebigen Netzwerkes geeignet zu sein. Da es mir weniger auf Entwickelungsstadien der roten Blutkörperchen ankam, verzichtete ich auf die zu diesem Zweck empfohlenen Färbungsmethoden. Es sei auch erwähnt, daß die einfache Hämatoxylin Eosin-Orange-Methode für einzelne Zwecke, wie Färbung des adenoiden Gewebes, sehr annehmbare Resultate lieferte.

Die Larven waren in Paraffin eingebettet und in Serien zu 7—7,5 μ zerlegt. Die Zeichnungen wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat ausgeführt.

Herrn Professor Dr. F. Maurer spreche ich meinen Dank aus für die Ueberlassung des Arbeitsplatzes und die Unterstützung während der Arbeit.

Wir können es nach dem Obengesagten unterlassen, auf eine genaue Literaturübersicht betreffend die anderen Tierklassen, einzugehen. Referate sind bereits von Maximow, Hammar, Richter u. a. gegeben. Von Wichtigkeit ist es dagegen, die Hauptrichtungen festzustellen, in die sich die Forschung verteilt hat.

In der Frage von der ersten Blutbildung und der Differenzierung von farbigen und farblosen Blutkörperchen stehen sich zwei Ansichten gegenüber: die unitaristische, die von Ziegler, Maximow, Dantschakoff, Saxer, Bryce vertreten wird und die

dualistische, vertreten in den Arbeiten von Schridde, Nägeli, Van der Stricht, Löwit, Mondino u. a.

Nach der ersten Ansicht führt sich das gesamte Blut des Organismus auf eine Stammzelle zurück, sowohl die farbigen, als sämtliche Formen der farblosen Blutelemente. Letztere können auch später durch successive Umbildung ineinander übergehen.

Die Autoren der dualistischen Richtung sehen in der Blutbildung einen komplizierteren Prozeß. So unterscheidet Schridde zwei genetisch scharf gesonderte Zellstämme. Die myeloiden Elemente sowohl als die farbigen Blutzellen haben eine gemeinsame Stammzelle, verschieden davon ist der Ursprung der Lymphocyten. Die myeloiden Elemente entstehen aus der Gefäßwandzelle, die lymphatischen aus der Wand der Lymphgefäße. Erythrocyten und Myelocyten entstehen bedeutend früher als die Lymphocyten.

Van der Stricht läßt in seiner Darstellung die Erythrocyten aus einer den weißen Blutkörperchen fremden Stammzelle entstehen. Auch Löwit leitet die farbigen und farblosen Elemente aus zwei morphologisch verschiedenen Stammformen, den Leuko- und Erythroblasten ab. Mondino spricht den Leukocyten sogar den Rang echter Blutelemente ab: On doit regarder les leucocytes non comme un élément propre du sang, mais comme l'élément de la lymphe.

Die erste Blutbildung gestaltet sich bei Säugern und Vögeln folgendermaßen:

Die primitiven Blutzellen entstehen in der Area vasculosa durch Abrundung und Ablösung der mesenchymatischen Blutinselzellen. Es sind indifferente runde Zellen, die sich durch selbständige Wucherung vermehren. Sie liegen innerhalb der primitiven Gefäße. Nach Schridde und der Mehrzahl der älteren Autoren, wie Mosso, Howell, Löwit u. a. sind diese ersten Elemente sämtlich von vornherein hämoglobinhaltig, was andererseits bestritten wird. Nach Maximow u. a. sind die ersten Blutzellen indifferente Elemente. Ein großer Teil von ihnen geht, nachdem sie Hämoglobin ausgebildet, zugrunde, ein anderer Teil dagegen bleibt hämoglobinlos und nimmt den morphologischen Charakter von amöboid beweglichen Lymphocyten an. Auch im fließenden Blut geht die Umwandlung vor sich. Aus diesen Zellen gehen später durch Umbildung die endgültigen roten Blutkörperchen hervor. Daneben verwandelt sich ein Teil in Phagocyten mit schwach basophilen vakuolisiertem Plasma und tief eingeschnürtem

Kern (Maximow). Diese Zellen haben eine Rolle bei der Resorption der ersten roten Blutkörperchen.

Die ersten weißen Blutkörperchen sind somit in ihrer Entstehung an das Mesenchym gebunden. Auch in späteren Stadien bleibt der Mutterboden derselbe. Zwei Gewebsformen kommen dabei in Betracht: das embryonale Bindegewebe des Körpers und das Gefäßendothel. Durch Abrundung und Ablösung von einzelnen Elementen entstehen die Wanderzellen. Es sind zwei Hauptformen vorhanden: 1) basophile, groß- und hellkernige, relativ plasmaarme Lymphocyten und 2) sogenannte histiogene Wanderzellen — Zellen mit schwach basophilem, stark amöboidem Protoplasma und meist kleinen, unregelmäßigen Kernen. Diese beiden Formen können direkt ineinander übergehen. Von den Dualisten wird der Satz bekanntlich bestritten und die Existenz von grundverschiedenen Myeloblasten und Lymphoblasten aufrecht erhalten.

Eine wichtige Rolle bei der Bildung der weißen Blutkörperchen hat die Leber. Nach Schridde (48) beginnt hier erst die Leukopoese. Ein Teil der Autoren läßt die weißen Blutkörperchen aus dem Organ selbst angehörenden Elementen entstehen, und zwar entweder aus Endothelzellen (Schridde, M. Schmidt) oder aus dem undifferenzierten Mesenchym wie die Gefäße (Nägeli). Nach Maximow treten beide Zellarten als Stammzellen der Leukocyten auf. In den frühen Stadien bilden sich aus einzelnen zwischen Endothel und Leberzellen gelegenen Mesenchymzellen kleine Herde, in denen sowohl farblose als farbige Zellen produziert werden. Mollier findet in den peripheren Teilen der embryonalen Säugetierleber ein indifferentes Retikulum, das vom visceralen Mesodermblatt stammt, und Endothelzellen, Stützsubstanz und Blut durch Umwandlung der Retikulumelemente entstehen läßt.

Nach einer anderen Ansicht sollen die ersten Blutzellen durch Einwanderung in die Leber gelangt sein und dort sich nur weiter vermehren. Hierher gehören Kölliker, Saxer, Van der Stricht, Kostanecki u. a.

Streitig ist auch die Frage von der Lokalisation der neugebildeten Zellen. Die einen (Schridde, Mollier, Van der Stricht) finden sie extravaskulär; durch Einreißung der Kapillarwandung oder aktive Wanderung sollen sie in die Gefäße gelangen. Nach M. Schmidt und Kostanecki geschieht die Vermehrung der Blutzellen nur intravaskulär. Maximow findet beide Möglichkeiten verwirklicht.

Für Amphibien (Alytes, Salamandra und Axolotl) findet Van der Stricht ein Vermehrung der weißen Blutkörperchen in zwei verschiedenen Regionen der Leber: „a) au niveau de la couche corticale de cet organ, formée par du tissu adénoide. Celui-ci est constitué par des cellules à noyau irrégulier et à protoplasme peu abondant. Elles sont pourvues de prolongements ramifiés et anastomosés avec ceux d'éléments voisins. Dans les mailles existent les leucoblastes. b) à l'intérieur d'îlots de tissu lymphoide.siégant à différentes profondeurs du foie."

Alle Forscher sind einig, daß in der Leber farbige Blutkörperchen gebildet werden. Streitig ist jedoch die Frage, ob sowohl Lymphocyten als Myelocyten, oder nur die letzteren, gebildet werden (Dualisten, Unitarier).

Bei den Vögeln hat die Leber keine blutbildende Funktion (Dantschakoff).

Der Thymus ist wiederholt auch in neuerer Zeit die Bedeutung eines blutbildenden Organs zugeschrieben worden. Es handelt sich dabei lediglich um Produktion von weißen Blutkörperchen; die Möglicheit einer Erythropoese wird durch neue Untersuchungen in Abrede gestellt. Die Frage ist eng verbunden mit einer weiteren von der Herkunft der lymphocytenartigen Rundzellen, die die Hauptmasse des Organs ausmachen. Je nach der Auffassung dieser Elemente pflegt man zwei Theorien zu unterscheiden: die der Transformation und der Pseudomorphose. Nach der ersten Ansicht wird die epitheliale Anlage der Thymus durch Zellmaterial, das im Lauf der Entwickelung von außen eindringt, auseinandergeschoben, wodurch das ursprünglich als Drüse angelegte Organ einen ausgesprochen lymphoiden Charakter erhält. Nach His, Stieda, Gulland (Säuger), Maurer (1887, Amphibien) wird fast das ganze Epithel durch adenoides Gewebe verdrängt. Retikulum und die eingeschlossenen Rundzellen kommen beide von auswärts. Maurer fällt übrigens über die Herkunft der Rundzellen kein entscheidendes Urteil: „Die Genese der kleinen Rundzellen der Rindenschicht gestattet eine doppelte Deutung. Sie können nämlich ebensogut durch Teilung aus den Epithelzellen hervorgehen, als auch mesodermaler Herkunft, d. h. mit den Gefäßen hineingewuchert sein. Ich neige zu letzterer Annahme, da es mir nicht möglich war, neben den kleinen Rundzellen und den spärlichen, dazwischen liegenden Epithelzellen der Rinde Teilungsfiguren oder sonstige Uebergangsformen zu entdecken. Beide Zellformen lagern scharf unterschieden nebeneinander zwischen den

verästelten Bindegewebszellen, welche das ganze Organ durchsetzen.“

In jüngster Zeit wird von Hammar (14) und Maximow (29) eine Einwanderung von Lymphocyten in die epitheliale Anlage geschildert. Die Lymphocyten vermehren sich intensiv, indem sie dabei kleiner werden und bilden schließlich den Hauptbestandteil der Rinde. Das Epithel wird auseinandergedrängt und bildet das Retikulum, in dessen Maschen die Lymphocyten liegen. Im Mark hypertrophieren die Retikulumzellen, wodurch sie als hellere Schicht von dem dunkelkernigen Mark abstechen. Die Invasion der Lymphocyten geht namentlich in Begleitung der Gefäße vor sich.

Die zweite Theorie besagt, daß die Rundzellen Differenzierungsprodukte der primären epithelialen Anlage sind. Maurer, Prenant (Säuger), Beard (Raja) lassen das Epithel sich zu richtigem lymphoiden Gewebe umwandeln. In dem von epithelialen Zellen gebildeten Retikulum liegen kleine freie Zellen — Lymphocyten —, die durch wiederholte Teilungen aus den Epithelzellen entstanden sind. Schon Maurer gibt an, daß diese Elemente zum Teil wieder in ihren epithelialen Charakter zurückfallen und teils epitheloide Elemente, teils konzentrische Körperchen bilden können. Stöhr spricht den kleinen Thymuszellen der Anuren- und Säugerthymus, die er gleichfalls für epithelialer Herkunft erklärt, von Anfang an jede Beziehung zu lymphoiden Elementen ab. „Die aus epithelialer Anlage hervorgegangene Thymus sondert sich in zwei Substanzen, indem die peripherischen Epithelzellen sich wiederholt teilend zu kleinen Epithelzellen werden — sie bilden die Rindensubstanz, während die zentralen Elemente allmählich größer werden und so die Marksubstanz bilden.“ Eine stärkere Einwanderung von Leukocyten findet allerdings statt, aber nur in späteren Stadien und nur in die Marksubstanz; die Rinde bleibt rein epithelial, von eingedrungenen Gefäßen und wenigen Wanderzellen abgesehen. Hiernach wären also die kleinen Thymuszellen unbewegliche Elemente, die bloß eine äußerliche Aehnlichkeit mit Lymphocyten aufwiesen. Der Auffassung Stöhrs schlossen sich auch andere Forscher an (Schridde, Cheval für Säuger, und in allerjüngster Zeit Fritsche für Selachier).

Es ist verständlich, daß Stöhr und seine Anhänger eine blutbildende Funktion der Thymus, die sich in einer regelmäßigen Auswanderung der kleinen Thymuszellen dokumentierte, in Abrede stellen müssen. Demgegenüber wird von anderen Autoren das

Vorhandensein einer Auswanderung von Lymphocyten befürwortet, so von PRENANT, NUSSBAUM und PRYMAK. Ja, BEARD (3) und PRYMAK (42) sehen in der Thymus der Fische die erste und bedeutendste Leukocytenquelle des Körpers. Allerdings ist diese Ansicht in der Form wiederholt — und wohl mit Recht — bekämpft worden. HAMMAR (12) hat darauf hingewiesen, daß die Bestimmung der Wanderungsrichtung oft nicht mit der nötigen Sorgfalt ausgeführt wurde. Es ist in der Tat, wie wir sehen werden, äußerst schwer, am fixierten Objekt festzustellen ob Ein- oder Auswanderung von Zellen vorliegt. Bezeichnend ist jedenfalls, daß die zuletzt genannten Autoren das Vorhandensein einer Zellwanderung in der Umgebung der Thymus bereits in frühen Stadien wahrgenommen haben, was von STÖHR und seinen Anhängern verneint wird.

In neuester Zeit haben sich NÄGELI und MAXIMOW für eine blutbildende Funktion der Thymus ausgesprochen. Nach NÄGELI produziert die Thymus des Menschen Lymphocyten vom 3. Monat der fötalen Entwickelung bis zum 2. Lebensjahr. MAXIMOW beschreibt eine Ausschwemmung von Rundzellen in den Lymphstrom bei den von ihm untersuchten Tieren. Die Auswanderung beginnt, nachdem die Einwanderung größtenteils beendet und geschicht hauptsächlich wiederum durch das Scheiden der Thymusgefäße.

Eine Gruppe von Forschern (HAMMAR und seine Schüler) hat auf experimentellem Wege den Nachweis einer nahen Verwandtschaft der Thymuszellen mit richtigen Lymphocyten zu führen gesucht. In der Färbbarkeit, dem raschen Absterben bei Röntgenbestrahlung stimmen sie mit Lymphocyten überein. HAMMAR (13) hat bei den Zellen der frischen Froschthymus amöboide Bewegung beobachtet. Durch eine lange Reihe von Versuchen wurde festgestellt, daß bei akzidenteller Involution[1]) des Organs (sowie bei Altersinvolution) eine Rarefizierung der Thymuslymphocyten eintritt. Sie wandern aus dem Retikulum aus, entweder direkt durch die Lymphgefäße, oder ins umgebende Bindegewebe. Bei der nachfolgenden Regeneration findet wieder eine Einwanderung von Blutlymphocyten statt, die sich energisch vermehren. Anfangs fehlt das Mark und das ganze Parenchym erhält ein rindenartiges Aussehen.

Ueber eine normalerweise vorhandene Produktion von Leuko-

1) Darunter versteht HAMMAR eine durch äußere Umstände hervorgerufene Rückbildung der Thymus (Hunger, Krankheit etc.).

cyten finden sich in zuletzt erwähnten Untersuchungen keine Angaben.

Wie man sieht stehen diese Tatsachen mit der Auffassung Stöhrs in schroffem Widerspruch. Die lymphoide Natur der Thymus der Säuger erscheint nach den eingehenden Untersuchungen von Hammar, Maximow u. a. ziemlich sichergestellt. Im Lauf dieser Darstellung hoffe ich auch an Anuren die Unhaltbarkeit der Auffassung Stöhrs nachzuweisen. Eine Ausnahmestellung scheint die Thymus der Selachier (Fritsche) einzunehmen. Merkwürdig ist der Umstand, daß bei Knochenfischen eine regelrechte Invasion von Rindzellen festgestellt ist (Hammar).

Ueber die Bildung des ersten Blutkörperchen aus den primitiven Keimblättern habe ich in einer vorhergegangenen Arbeit berichtet.

Bei Tieren von 10 mm Gesamtlänge sind die Blutgefäße von großen runden, leicht pigmentierten Elementen angefüllt, die einen rundlichen Kern mit grob netzartiger Chromatinstruktur und einen mit Dotterkörnern angefüllten Plasmaleib besitzen. Durch den starken Dottergehalt bleibt für das eigentliche Plasma sehr wenig Raum übrig, der Platz zwischen den Dotterplättchen ist von einzelnen Balken einer blassen Masse durchzogen. Mit der Giemsalösung färbt sich diese Substanz schwach blau. Eine deutliche Zellmembran ist vorhanden. Ich nenne diese Zellen primitive Blutkörperchen; sie sind morphologisch völlig gleichartig.

Die meisten Organe bestehen in diesem Stadium aus locker gefügten Dotterzellen. Dagegen ist das Mesenchym in seiner charakteristischen Struktur wohl erkennbar. Die sternförmigen, untereinander zusammenhängenden Zellen haben ihren Dottergehalt bereits zum Teil verloren. Nur an einigen Stellen, namentlich an der Abgangsstelle der großen Darmgefäße aus der Aorta, bewahren die Zellen noch die primitive Beschaffenheit.

Die Gefäße haben auf diesem Stadium noch eine vielfach unvollkommene Wandung; der Zirkulationskreis ist nicht geschlossen. Daher werden primitive Blutkörperchen massenhaft frei im Gewebe liegend angetroffen. Es handelt sich dabei nicht um eine aktive Auswanderung der Blutkörperchen aus den Gefäßen; nie gelingt es, amöboide Formen unter ihnen zu finden. Allem Anschein nach besitzen sie keine Lokomotionsfähigkeit. In frühen Stadien ist ein Auseinanderhalten von den mesenchymatischen Elementen mitunter recht schwierig, ja unmöglich. Die Blutzellen unter-

scheiden sich im allgemeinen durch ihre scharfen Umrisse, kugelrunde Form und kräftige Kerntinktion, doch ist diese Charakteristik nicht streng durchzuführen. Die extravaskulären Elemente haben mit Teil am Aufbau des embryonalen Bindegewebes, indem sie Fortsätze bilden und mit dem vorhandenen Netz in Verbindung treten. Auf diese Erscheinung komme ich bei Besprechung des mesenterialen Leukocytenherdes näher zu sprechen. Dieser Zustand ändert sich sehr bald. Bei dem nun zu besprechenden wenig älteren Stadium sind die großen, stark dotterhaltigen Blutkörperchen ziemlich sicher von den kleineren eckigen Mesenchymzellen zu unterscheiden. Aeußerst selten liegen sie frei im Gewebe.

Um diese Zeit trifft man auf die ersten weißen Blutkörperchen. Es sind im Vergleich zu den primitiven Blutkörperchen ganz kleine Zellen von 12—15 μ im Durchmesser. Sie treten zu gleicher Zeit im embryonalen Bindegewebe und im Blut auf. Ein in die Augen fallendes Merkmal ist die Beschaffenheit des Plasmaleibes. Während bei der großen Masse der primitiven Blutkörperchen ein sichtbares Protoplasma kaum vorhanden und der ganze Raum zwischen Kern und Zellmembran dicht mit großen Dotterschollen ausgefüllt ist, trifft man hier zuerst auf einen wohlausgebildeten Plasmaleib. Er ist nahezu homogen; allenfalls läßt sich eine undeutliche grobe Körnung wahrnehmen. Die noch vorhandenen Dotterkörner haben manchmal einen deutlichen hellen Hof um die Vakuolen. Solche finden sich im Zelleib überhaupt häufig in verschiedener Größe. Sie brauchen keineswegs stets in Beziehung zu den schwindenden Dotterkörnern zu stehen. Namentlich bei etwas älteren Tieren, wo der Dottergehalt der weißen Blutkörperchen schon völlig verschwunden ist, findet man sie reichlich ausgebildet. Eine Zellmembran ist nicht deutlich nachweisbar.

Der Kern unterscheidet sich wenig von dem der primitiven Blutzellen. Das Chromatin ist in einem unregelmäßigen Netzwerk verteilt, dazwischen liegen einzelne gröbere Schollen. Bei genauerem Zusehen erweist sich aber, daß die Chromatinschollen etwas größer und der Kernsaft dunkler ist als bei den primitiven Blutkörperchen. Mit HBO. läßt sich im blau gefärbten Kerngerüst ein rötliches Kernkörperchen unterscheiden.

Die Zellen sind amöboid beweglich. Im Blute sehen sie rund oder oval aus, im Bindegewebe trifft man sie oft mit lappenförmigen Fortsätzen versehen.

Woher stammen diese Zellen?

Wie gesagt, ist bei den primitiven Blutzellen von einem Plasmaleib kaum die Rede. Allmählich beginnt der Dotter zu schwinden; die Dotterschollen werden sehr verschieden groß und zugleich wird das feine Balkengerüst der Zwischensubstanz immer mehr ausgedehnt. Die Größe der Zellen bleibt unverändert, die Gestalt wird aber oval, so daß man je nach der Schnittrichtung sehr verschieden große Elemente vorfindet, die in bezug auf Färbung und Gestaltung des Kernes gleich erscheinen. Während nun bei einem großen Teil der Elemente diese Struktur erhalten bleibt, beginnt bei einzelnen Zellen eine Verdichtung des Zelleibes. Betrachten wir z. B. eine Serie von Herzquerschnitten, so stößt man zwischen den gewöhnlichen Blutzellen auf solche, bei denen in der Nähe des durch die Dotterschollen zur Peripherie verdrängten Kernes, zwischen ihm und der Zellmembran, eine schmale Partie tiefer gefärbten Plasmas auftritt. Wo die Zellmembran mit dieser Zone in Berührung steht, ist sie nicht mehr deutlich wahrnehmbar. Diese geringfügige Abweichung vom allgemeinen Bau kann als erste Stufe einer zusammenhängenden Reihe von Uebergangsformen zu ausgebildeten weißen Blutkörperchen aufgefaßt werden (Fig. 1, Taf. 13). Während bei den meisten Blutzellen — sie werden später zu roten Blutkörperchen — die schwindenden Dotterkörner durch ein zartes Balkengerüst ersetzt werden, sieht man hier zwischen den einzelnen Plättchen kompakte Züge entstehen, die um den Kern eine zusammenhängende Zone bilden. Der Zelleib bekommt einen grobwabigen Bau. Mit der Ausbildung eines dichten Plasmaleibes und dem raschen Schwund der Dotterkörner geht eine merkliche Verkleinerung der Zelle einher — von ca. 20 μ des Durchmessers der primitiven Blutkörperchen auf 12—15 μ. Mit der Giemsalösung färbt sich das Plasma der Erythroblasten rötlichblau, bei den umgebildeten Zellen, den ersten Leukocyten, hat es einen ganz rein blauen, zunächst ziemlich blassen Ton. Derselbe Tinktionsunterschied fällt auch beim Kern auf. Durch den großen, meist runden Kern und das ungranulierte Protoplasma kennzeichnen sich die ersten weißen Blutkörperchen als Lymphocyten, wie sie auch bei Säugetieren und Vögeln zuerst auftreten.

Wir sehen somit die primitiven Blutbestandteile zwei gesonderte Entwicklungswege einschlagen. Der größte Teil geht, indem der Dottergehalt schwindet, ohne auffällige Gestaltsveränderung in hämoglobinlose Vorstufen der roten Blutkörperchen über. Ein anderer, viel kleinerer Teil weicht von der primitiven Form stark ab. Diese Elemente verkleinern sich, erhalten ein dichtes

Plasma und die den roten Blutkörperchen stets eigene Zellmembran scheint bei ihnen verloren zu gehen.

Ein ganz analoger Vorgang findet sich bei der Blutbildung der höheren Tierklassen. Sowohl hier als da gehen die primitiven Blutkörperchen einerseits in Erythrocyten, andererseits in weiße Blutkörperchen — Lymphocyten über. Verschieden ist bloß der Modus der Umbildung. Bei den Säugern haben die primitiven Blutkörperchen nach Maximow von vornherein eine Aehnlichkeit mit den Lymphocyten. „Die ersten indifferenten farblosen Blutzellen verwandeln sich nur zum Teil in hämoglobinhaltige primäre Erythroblasten. Der andere Teil bleibt hämoglobinlos und amöboid. Diese farblosen Zellen kann man nennen wie man will, es sind jedenfalls die ersten weißen Blutkörperchen.“ Noch deutlicher ist diese Uebereinstimmung bei den Vögeln.

Bei Bufo ist das Verhältnis gerade umgekehrt: die primitiven Blutkörperchen ähneln vielmehr den Erythrocytenvorstufen, von denen sie sich hauptsächlich durch den Dottergehalt unterscheiden. Bloß der Umstand des Hämoglobinmangels genügt nicht, um sie zusammen mit den so ganz anders gebauten Lymphocyten als weiße Blutkörperchen zu bezeichnen. Doch ist dieser Unterschied sicher caenogenetischer Natur und ist hauptsächlich bedingt durch den Dotterreichtum der Amphibienelemente. Durch die starke Dottereinlagerung wird der Zelleib auseinander getrieben. In der Tat sehen wir sehr bald nach dem völligem Schwund des Dotters aus den roten Blutkörperchen, in ihnen auch ein dichteres Plasma auftreten. Auch die starke Verkleinerung des Zelleibes der weißen Blutkörperchen kann durch Zusammenziehung des lockeren Balkennetzes erklärt werden.

Ich kann die namentlich älteren Angaben nicht bestätigen, nach denen die ersten Blutkörperchen der Amphibien lediglich rote resp. ihre Vorstufen sind (Hayem, Mondino, Van der Stricht). Für Säuger hat Schridde noch in jüngster Zeit diese Ansicht geäußert. Die ersten im Blute auftretenden Zellen können weder als rote noch als weiße bezeichnet werden. Es sind völlig indifferente Elemente, die erst durch Umwandlung sowohl zu roten als auch zu weißen werden. Allerdings ist mit dieser Erkenntnis, daß nämlich weiße und rote Blutkörperchen morphologisch derselben Zellart entstammen, noch nicht viel erreicht. Denn wenn auch mit unseren Mitteln in der Stammzelle keine weiteren Strukturverschiedenheiten entdeckt werden können, so können sie trotzdem existieren. Mit anderen Worten, wir erlangen nur Auf-

schluß über die grobe äußere Form nicht den Wert dieser Stammformen.

Die Differenzierung der weißen Blutkörperchen aus den primitiven Blutbestandteilen ist nicht ihr einziger Entstehungsweg. Ziemlich gleichzeitig damit beginnt eine Leukopoese im embryonalem Bindegewebe.

Es ist unschwer zu bemerken, daß bedeutend mehr Wanderzellen im Mesenchym anzutreffen sind, als Lymphocyten im Blut[1]). Dieses läßt sich teilweise damit erklären, daß die Uebergangsstadien der weißen Blutkörperchen wie die primitiven Blutzellen einer eigenen Bewegung unfähig sind, diese aber mit ihrer Ausbildung erlangen und ins Mesenchym auswandern. Hier finden die Leukocyten geeignete Bedingungen für ihre Weiterentwicklung. Sämtliche Organe, in denen sich sonst die weißen Blutkörperchen aufhalten, wie namentlich Leber, Niere, Milz, stellen in den betreffenden Stadien zum Teil kaum differenzierte Massen von Dotterzellen dar. Das Körpermesenchym hat dagegen fast überall bereits seine endgültige Gestalt erlangt. Die Balken des Netzes bieten den Wanderzellen einen Halt. Auch die im Vergleich zum Gefäßblut verlangsamte Strömung der Körperflüssigkeit wird für die Zellen von Vorteil sein.

Es ist schwer, eine allgemeine Charakteristik der Elemente des Mesenchymnetzes zu geben. Es sind Zellen mit ungranuliertem Protoplasma, die untereinander durch Fortsätze zusammenhängen. In allen übrigen Merkmalen gehen die einzelnen Elemente sehr weit auseinander. Es gibt Zellen, bei denen der Leib äußerst schwach entwickelt ist und die Fortsätze anscheinend direkt vom Kern ausgehen, andere wieder, die über einen sehr kräftigen Plasmahof um den Kern verfügen, ohne daß die Fortsätze dadurch etwa besonders verfeinert würden. Zwischen diesen Extremen gibt es unzählige Uebergänge. Ebenso verschieden ist die Art der Fortsätze. Ich kann Stöhr nicht beistimmen wenn er sagt, daß man schon an der Art der Fortsätze eine Wanderzelle von einer Mesenchymzelle stets unterscheiden kann. Erstere sollen nämlich starke lappenförmige Pseudopodien besitzen, während die Mesenchymzellen durch feine lange Fortsätze untereinander

1) Ich gebrauche die Bezeichnung Wanderzellen für die im Bindegewebe angetroffenen farblosen freien Zellen, die nur durch das Vorhandensein von Pseudopodien sich von den weißen Blutkörperchen der Gefäße unterscheiden, sonst aber ihnen völlig gleich sind.

anastomosieren (Hyla). Dieses ist keineswegs immer der Fall, denn man trifft nicht selten Formen, bei denen man tatsächlich nicht weiß, ob sie eine fixe oder Wanderzelle vorstellen. Einerseits können Mesenchymzellen sehr starke Fortsätze haben (Fig. 5, Taf. 13), andererseits besitzen unzweifelhafte Wanderzellen zuweilen ein sternförmiges Aussehen oder es können sich ihre Fortsätze büschelartig in feine Fäden auflösen (Fig. 4, Fig. 12 C, H, Taf. 13), und dabei anscheinbar mit den benachbarten Bindegewebszellen anastomisieren. Der Kern ist meist rundlich, kann jedoch polymorph erscheinen. Endlich ist die Tinktion der Zellen, sowohl Kern als Plasma, äußerst variabel von ganz hellen bis zu den tiefsten Tönen. Mit HBO. färbt sich der Kern gewöhnlich hellblau; er hat eine ziemlich spärliche Chromatinstruktur und einen rot gefärbten Nucleolus. Der ziemlich homogen gebaute Zelleib färbt sich rosa, ebenso der proximale Teil der Fortsätze. Man kann zwei Arten von Ausläufern unterscheiden. Die einen, meist feine Züge, deren Zusammenhang mit der Zelle nicht in jedem Gesichtsfeld feststellbar, färben sich hellblau. Seltener sieht man auch den Zelleib so gefärbt; dies geschieht in der Regel bei blassen, chromatinarmen Elementen. Andere, in näherem Zusammenhang mit der Mutterzelle, färben sich rosa wie der eigentliche Zelleib. Sie können auch recht fein sein und scheinen mit den blauen Fasern zusammenhängen zu können. Wahrscheinlich ist die Blaufärbung ein Zeichen des inaktiven Zustandes dieser Elemente. Hierauf deutet auch ihre undeutliche Begrenzung und der völlige Mangel von Mitosen in den Zellen. Vielleicht sind die blauen Fasern abgestorbene, nur Stützfunktion besitzende Gebilde.

Die Verschiedenheit der Mesenchymzellen kann durch mannigfaltige Umstände bedingt sein. Im Mesenchym der Cutis, wo die Zellen weit auseinanderliegen und Mitosen selten angetroffen werden, sind es meist blasse Elemente mit großen Kernen und wenig Plasma. Diese Formen stehen denen der älteren Larven nahe. Die Färbung nimmt zu, wo eine verstärkte Zellproliferation vorhanden ist und die Zellen dicht zusammenliegen. Hier sind sie meist klein und durch starke Fortsätze verbunden. So ist es im subpharyngealen Bindegewebe, in der Kiemengegend usw. Bei den jungen Tieren, die hier in Betracht kommen, ist natürlich der Grad der Differenzierung der ursprünglichen dotterhaltigen Zelle zur kleineren, sternförmigen Mesenchymform von Belang. Die Aufzehrung des Dotters geht bei den einzelnen Elementen nicht gleichmäßig vor sich und der jeweilige Zustand der Zelle wird

morphologisch an der Färbbarkeit bemerkbar werden. Auch der Zerfall von Mesenchymzellen findet schon bei jungen Tieren statt. Besonders in die Augen fallend ist die Pigmentdegeneration (Fig. 6, 6a Taf. 13). Der Zelleib und der Kern verlieren ihre Struktur und erscheinen als homogene, stark färbbare Klümpchen. Zunächst bildet sich im Plasma eine ringförmige Pigmentmasse, die einen regelrechten Mantel um den Kern bildet und dann auch auf diesen übergreift. Oder es entsteht ein Pigmentklumpen im Zelleib, der den Kern zur Seite schiebt und schließlich die Zelle ganz ausfüllt. Diese Pigmentkörper wachsen und können ein Mehrfaches der ursprünglichen Zellgröße erreichen. Im Mesenchym werden gewöhnlich zusammenhängende Bezirke von der Degeneration überfallen, die dann schon bei schwacher Vergrößerung durch das dunkle Aussehen auffallen. Auch andere Körperelemente, wie namentlich die weißen, selten die roten Blutkörperchen, können auf diese Weise degenerieren.

Ein verändertes Aussehen der fixen Mesenchymzellen kann endlich im Vorgang der Herauslösung aus dem Bindegewebsnetze und Verwandlung zu Wanderzellen eine Deutung finden (Fig. 2, 3, Taf. 13). Durchsucht man mit der Immersion das embryonale Bindegewebe einer Larve von 5 mm Mund-After-Länge, so findet man unter den sternförmigen Elementen, durch Uebergänge verbunden, solche, bei denen sich das Plasma um den Kern konzentriert hat und die Fortsätze nur als feine Fädchen erscheinen. Das Plasma dieser Zellen tingiert sich stets deutlich rosa. Der Kern wird zumeist kleiner und bekommt eine verdichtete Struktur. Oft tritt im Plasma eine starke Vakuolenentwickelung ein. Man sieht schließlich Zellen, die vollständig den Lymphocyten des Blutes ähneln und nur noch durch wenige Fortsätze mit dem umgebenden Gewebe zusammenhängen.

Solche Formen finde ich gleichzeitig mit dem ersten Auftreten von Wanderzellen im Mesenchym. In der Cutis sind sie selten. Viel häufiger findet man sie in der Umgebung der epithelialen Thymus, später im Mesenchym um die Lebergänge und um die Vornierengänge an der Abgangsstelle der A. mesenterica. Auf diesen letzten Punkt komme ich bei Besprechung des mesenterialen Leukocytenherdes zurück.

Die ununterbrochene Reihe der Zwischenformen von einer typischen sternförmigen Mesenchymzelle zur jungen Wanderzelle läßt sich zwanglos als ein tatsächlicher Ablösungsprozeß fixer Elemente deuten. Ganz ähnliche Vorgänge wurden in neuester

Zeit bei Säugern geschildert. Doch ist hier die größte Vorsicht am Platze. Man darf nicht aus den Augen lassen, daß das embryonale Bindegewebe von vornherein durch eine außerordentliche Variabilität seiner Bestandteile in Form und Färbung ausgezeichnet ist, die keineswegs immer auf Ablösungsvorgänge zurückzuführen sind. So findet z. B. bei der Teilung von Mesenchymzellen stets eine bedeutende Ansammlung von Plasma um den Kern statt. Dabei rundet sich die Zelle ab und färbt sich bedeutend intensiver. Solche Stellen sehen Ablösungsbildern äußerst ähnlich aus (Fig. 7, Taf. 13). Im Anschluß daran sei auf die Arnoldschen Versuche an Fröschen hingewiesen, denen subkutan Hollundermarkstückchen eingeführt wurden. Arnold hat nachgewiesen, daß ruhende Wanderzellen keulenartige und fadenartig in die Länge gezogene Formen annehmen, die Bindegewebezellen täuschend ähnlich sein können (vgl. auch Fig. 12, Taf. 14).

Nun sprechen gewichtige indirekte Gründe für ein tatsächliches Vorhandensein einer Zellablösung. Erstens ist anders schwer zu erklären, daß solche Bilder in größerer Anzahl gerade an einzelnen Bezirken auftreten, wie namentlich auffallend in der Umgebung der Thymus. Die hier sich abspielenden Vorgänge, die weiter unten näher zu besprechen sind, stehen mit Zellproliferation ja gerade in nächster Beziehung. Andererseits besteht eine nahe Verwandtschaft zwischen Blut und Bindegewebe. Die ersten Blutzellen von Bufo entstehen gleichzeitig mit Mesenchymzellen aus den primitiven Keimblättern, und zwar hauptsächlich aus dem Mesoderm. Die Entstehungsbezirke gehen ineinander über. Anfangs treten beide Zellarten in derselben Gestalt auf als runde, helle, dottererfüllte Elemente und erst nachträglich tritt eine Differenzierung ein. Es wäre nichts Unwahrscheinliches, daß ebenso wie im fließenden Blute die primitiven Blutzellen sich zum Teil zu Lymphocyten ausbilden, dasselbe im naheverwandten Mesenchym stattfände. Bemerkenswert ist die Existenz eines ausgedehnten Bezirks, in dem aus unzweifelhaftem, wenn auch speziell modifiziertem Mesenchymgewebe typisches adenoides Gewebe entsteht. Nach seiner Lokalisation bezeichne ich es als den mesenterialen Leukocytenherd.

Es wäre ferner zu erwarten, daß auch das Endothel, das ja nichts anderes ist als eine Modifikation des embryonalen Bindegewebes ist, befähigt wäre, weiße Blutkörperchen zu produzieren. Das ist in der Tat, wenn auch in beschränktem Maße, der Fall. Bilder dieser Art fand ich wiederholt im Endocard

(Fig. 9, 8, Taf. 13). Dieser entsteht, wie auch das Endothel der großen primitiven Gefäße, aus mesenchymatösen Wanderzellen, die sich zu einem Hohlschlauch zusammenschließen (Marcinowski).

Die Wandung des Herzens wird außen und innen von einem epithelioiden Zellbelag gebildet, der außen in diesem Stadium nicht ganz deutlich von der Muskulatur abzugrenzen ist und mit dieser auch später eng verwachsen bleibt. Die Muskelschicht erscheint als ein Syncytium von grob retikulärem Bau, in das zahlreiche Kerne eingestreut sind. Schon jetzt ist die Ventrikelmuskulatur deutlich stärker als die des Vorhofs. Die innerste uns am meisten interessierende Lage ist wohl abgegrenzt. Mit der Muskelschicht hängt sie durch Fortsätze zusammen, hebt sich aber von ihr stets ab, was namentlich am kontrahierten Herz gut zu sehen ist. An einzelnen Stellen scheinen zwischen dem Endocard und der Muskelschicht Mesenchyminseln gelegen zu sein, die aus verzweigten Zellen bestehen. Es erweist sich aber bei genauerer Beobachtung, daß diese Zellen nichts anderes sind als in der Fläche gesehenes Endocard. Es erhellt dies daraus, daß an solchen Stellen keine scharfe Grenze zwischen Endocard und dem mesenchymartigen Gewebe vorhanden ist. Man kann verfolgen, wie die scharf abgegrenzte Reihe der länglichen dunklen Kerne plötzlich undeutlich wird, indem die Kerne breiter und heller werden, die schmale Plasmaschicht zwischen ihnen ein schleierartiges Aussehen gewinnt und das Endocard in dem Zellennetzwerk aufgeht. Also besteht das Endothel nicht aus pflasterartig aneinanderliegenden Elementen, sondern bildet ein dichtes Maschenwerk, das die Kerne, umgeben von Plasmahöfen, einschließt (Fig. 9 Taf. 13.) Dieser Bau ist in frühen Stadien nicht nur dem Herzen eigen, sondern findet sich, wie Marcinowski nachgewiesen, bei jungen Gefäßen überhaupt. Neuerdings schildert Mollier einen gleichen Befund an den Leberbluträumen der Säugetierembryonen.

Durch die engen Interstitien des Netzes können rote Blutkörperchen nicht durchschlüpfen. Wohl vermögen das aber die Lymphocyten, wie man sie denn auch nicht selten einzeln und in Gruppen zwischen Muskulatur und Endocard antrifft.

Betrachtet man nun einen Flachschnitt des Endocards, so fallen unter den eckigen, stark verzweigten Wandzellen einzelne auf, die sich namentlich mit der Giemsalösung dunkler färben. Sie haben einen runden, kräftigen Zelleib; ihre Fortsätze sind im Gegensatz zur Umgebung sehr fein. Diese Elemente haben große Aehnlichkeit mit den oben geschilderten Uebergangsformen des

Körpermesenchyms. Und in der Tat läßt sich hier noch deutlicher als im Mesenchym eine allmähliche Ablösung der Zellen verfolgen. In Querschnitten des Endocards findet man alle Uebergänge von langen, spindelförmigen, mit wenig Plasma versehenen Zellen zu Formen wie eine in Fig. 8 (Taf. 13) dargestellt ist. Hier liegt die letzte Phase des Ablösungsprozesses vor, die Zelle hebt sich von der unterliegenden Fläche ab. Daneben habe ich einen Lymphocyten aus dem Herzblut derselben Serie abgebildet. Die Aehnlichkeit in jeder Beziehung ist in die Augen fallend.

Solche Vorgänge hat auch Mollier in der Säugerleber beschrieben.

Die retikuläre Struktur ist bei jungen Larven am schärfsten ausgeprägt. Später verdichtet sich das Gewebe. Noch bei Larven mit beginnender Metamorphose konnte ein deutliches, wenn auch sehr engmaschiges und starkbalkiges Retikulum wahrgenommen werden. Bald nach der Metamorphose schwindet die Struktur vollkommen, wir haben ein typisches Pflastergewebe vor uns.

In den Körpergefäßen findet keine Ablösung von Endothelzellen statt, auch nicht in der Aorta, deren Wandung bei Säugern als blutbildend bezeichnet wird. Bei der Teilung pflegen die Zellen etwas ins Lumen hineinzuragen und es sammelt sich mehr Protoplasma an als um die ruhenden platten Kerne. Bilder aber, wie sie im Herzendothel häufig sind, fand ich hier nicht. In den Mesenchymgefäßen fanden sich zuweilen allerdings Bilder, die an eine Ablösung einzelner Wandzellen denken ließen. Eine solche Stelle ist in Fig. 8a (Taf. 13) abgebildet. Es handelt sich hier aber wohl nur um eine scheinbare Aehnlichkeit. Das breite Gefäß ist an einer Stelle gefaltet und infolge des verminderten Druckes kann sich der langgezogene Zelleib wieder etwas abrunden. Man sieht deutlich die Falten der Wandung. Solche Bilder trifft man auch im Herzen, wo ja bei jeder Systole eine Erschlaffung des Endocards stattfinden muß (Fig. 10, Taf. 13). Die Fig. 8 (Taf. 13) ist dagegen einem Vorhof in Diastole entnommen.

Sehr schwierig ist das Verhalten des Glomerulusendothels zu beurteilen, da der Hauptbestandteil des Organs — die Gefäße — außerordentlich stark geschlängelt sind. Die Wandung der Gefäße besteht aus einem schon bei Larven von 7 mm Mund-After-Länge geschlossenem Endothel. Bei HBO.-Färbung lassen sich hier hellere und dunklere Kerne unterscheiden. Die dunklen Kerne sind rundlich und zuweilen eingekerbt; sie haben einen Plasmahof von beträchtlichem Umfang und können ins Lumen des Gefäßes hinein-

ragen. Uebergänge zu den hellkernigen Zellen sind vorhanden. Man wird sich jedoch nicht immer vor Verwechslung mit Lymphocyten schützen können, welche dort zahlreich vorhanden sind und zum Teil der Wandung eng anliegen. Bei der überaus häufigen Schrägrichtung des Schnittes ist ein scharfes Auseinanderhalten eben nicht immer möglich. Der epithelioide Bau des Glomerulusendothels spricht gegen die Möglichkeit einer Hämatopoese. Denn überall im Körper, wo wir eine Umbildung von Mesenchymzellen zu Wanderzellen antreffen — im Endocard, im Körpermesenchym und im mesenterialen Leukocytenherd — handelt es sich um retikulär angeordnetes Gewebe. Dieser Bau scheint für das blutbildende Gewebe charakteristisch zu sein.

Anhangsweise möchte ich auf einen Bestandteil des Glomerulus hinweisen, dessen Vorhandensein und Bedeutung meines Wissens bisher viel zu wenig berücksichtigt wurde.

Schon bei Untersuchung mit schwacher Vergrößerung fallen die sehr großen hellen Kerne auf, die auf keinerlei Weise mit denen der Blutkörperchen und Endothelzellen zu verwechseln sind. Auf manchen Schnitten beherrschen sie das Bild vollkommen. Unter Immersion erweisen sie sich als bläschenhafte Gebilde mit außerordentlich spärlichem Chromatin, das in radiären Zügen von dem großen, mit HBO. rötlich gefärbten Nucleolus ausstrahlt (Fig. 11). Mit der Giemsalösung tingiert sich das Chromatin rosa, das Kernkörperchen blau, manchmal mit einem Stich ins Rötliche. Der Plasmaleib liegt dem Kern ringförmig an. Er färbt sich rosa mit HBO., blau mit Giemsa und ganz verschieden vom tieferen Ton der Endothelzellen. Diese Kugelzellen liegen in großer Anzahl zwischen den Gefäßen, wo außer ihnen nur noch spärliches Mesenchym angetroffen wird. Mit der Gefäßwandung stehen sie in engster Berührung. Gelingt es, einen passenden Flachschnitt der Gefäßwand zu treffen, so hat man ein Bild, wie es in Fig. 11 wiedergegeben ist. Von der Zelle gehen ebenso blaß gefärbte Fortsätze aus, die sich verzweigen und die ganze Endothelfläche umspinnen. Die einzelnen Zellen stehen auf diese Weise untereinander in Verbindung. Es sind keine Mesenchymzellen. Denn ganz abgesehen von der nie im Mesenchym vorkommenden Gestalt der Kerne, sind auch die Fortsätze schärfer begrenzt und färben sich gleichmäßiger als die Balken des Bindegewebes. Charakteristisch ist ferner die Art der Pigmentierung. Sämtliche Elemente des Larvenkörpers enthalten vereinzelte Körnchen des schwarz-

braunen Pigmentes. Namentlich in der Haut ist es stark entwickelt; es liegt hier hauptsächlich in einem schmalen Saum, der die Epithelzellen nach außen abgrenzt. Damit ist aber die Pigmentierung dieser Zellen nicht zu verwechseln. Sie ist gleichmäßig durch den ganzen Leib verteilt und bildet häufig einen scharf umgrenzten Ring um den Kern. Auch die Fortsätze sind zum Teil pigmentiert. Doch tritt das Pigment nicht wie bei der Pigmentdegeneration in dicken Klumpen auf; jedes Körnchen läßt sich unterscheiden. Alle diese Merkmale finden sich nur noch bei einem Gewebe, und zwar dem Nervengewebe. Die Elemente der Spinalganglien zeigen eine auffallende Uebereinstimmung mit unseren Kugelzellen, auch die überall im Körper zerstreuten Nervenzellen, wie z. B. um die Thymus. Gewisse Abweichungen sind vorhanden: so färbt sich der Zelleib der Spinalganglienzellen meist intensiver blau.

Die Kugelzellen des Glomerulus sind bereits in der ersten Anlage angedeutet. Field hat 2 Bestandteile unterschieden: eine nach auswärts liegende, mit der Splanchnopleura zusammenhängende Schicht, die aus großen kugeligen Zellen besteht und die im Innern gelegenen Mesenchymelemente, die von außen einwandern. Die Scheidung der Glomeruluselemente in zwei sehr verschiedene Bestandteile habe auch ich schon bei ganz jungen Stadien bemerken können. Allerdings ist der Zusammenhang der äußeren Lage von abgerundeten Zellen — den späteren Kugelzellen — mit dem Mesoderm keineswegs deutlich. Sie lagern frei auf der Gefäßwandung, die von nach innen gelegenen Mesenchymzellen gebildet wird, und sind schon durch ihre Form von den meist abgeplatteten und unter sich zusammenhängenden Elementen des Cölomepithels unterschieden. Eine deutliche epitheliale Umkleidung besitzt der Glomerulus überhaupt in keinem Stadium; mit der Ausbildung der Gefäßschlingen werden die Kugelzellen auch ins Innere des Organs verlagert, wodurch die anfangs angedeutete Peripherielagerung völlig verwischt wird. Man kann über die Herkunft dieser Zellen infolge des störenden Dotterreichtums des Larvenkörpers nicht mit Bestimmtheit entscheiden. In ihrer Form stehen die Zellen den überall zerstreuten primitiven Wanderzellen nahe.

Bei Larven von 7 mm Mund-After-Länge finde ich die Kugelzellen am besten entwickelt. In späteren Stadien, mit dem allmählichen Schwund des Glomerulus werden sie kleiner, färben sich nicht mehr so distinkt und verfallen zum Teil der Pigmentdegeneration.

Mangel an passendem Material erlaubt mir nicht, auf eine genauere Untersuchung der Kugelzellen und der Beziehungen des Glomerulus zum Nervensystem einzugehen.

Bei Larven von 7 mm Mund-After-Länge sind die primitiven Blutkörperchen sämtlich verschwunden. Indem in den Vorstufen der roten Blutzellen Hämoglobinkörnchen auftreten, erhält der Zelleib eine dichtere Beschaffenheit. Er sieht fein gekörnt aus; je älter das Tier, um so intensiver und gleichmäßiger die Färbung. Bei metamorphosierten Tieren sieht der Zelleib völlig homogen aus. Der Zelleib streckt sich, ebenso der Kern. Sein Chromatin zerfällt in einzelne kleine Schollen, die sich zu einem dichten Haufen zusammenballen. Zugleich wird das Kernkörperchen undeutlich. Später wird der Kern typisch stäbchenförmig und läßt keine Struktur mehr wahrnehmen.

Eine eigentümliche Erscheinung ist der periodische Farbenumschlag des Chromatins. Bei ganz gleichalterigen Tieren färben sich in einem Falle die Kerne mit HBO. normal rötlichblau, in anderen sieht man eine stufenweise auftretende Verringerung der Basophilie. Durch Mattblau, Bräunlich, Schmutziggelb geht der Kern schließlich in ein leuchtendes Gelb über, wird also ausgesprochen acidophil. Nur durch sein kompaktes Aussehen läßt er sich im letzten Fall vom umgebenden Plasma unterscheiden.

Uebergangsformen zwischen roten und weißen Blutkörperchen sind nicht mehr vorhanden. Die farbigen und farblosen Blutzellen bilden zwei völlig getrennte Formenreihen. Nirgends finden sich bei Larven vor der Metamorphose Orte, in denen man eine Umbildung der Lymphocyten zu Vorstadien der roten Blutkörperchen verfolgen könnte. Die Erythrocyten vermehren sich ausschließlich durch Teilung im Blute der großen und kleinen Gefäße. Hierin besteht ein bedeutender Unterschied zu den höheren Tierklassen, bei denen die ersten Leukocyten von ihrer Entstehung an farbige Blutkörperchen aus sich hervorgehen lassen. Ein derartiger Vorgang findet nur in der Leber von Tieren, die die Metamorphose hinter sich haben, statt (s. S. 332). Die beiden Hauptformen des Blutes sind somit bei Amphibien schärfer geschieden als in höheren Klassen. Ich komme auf diesen Unterschied weiter unten zu sprechen.

Bei Larven von 7 mm finden sich schon sehr verschiedene Arten von weißen Blutkörperchen. Für die Unterscheidung der

einzelnen Leukocytenformen leistet die Giemsalösung gute Dienste. Man kann zwei Hauptarten von Wanderzellen des embryonalen Bindegewebes unterscheiden. 1) Lymphocyten mit großem runden, meist eingekerbtem Kern. Das Plasma hat in manchen Fällen einen deutlich wabigen Bau, meist ist aber diese Struktur undeutlich und es erscheint fädig resp. grob granuliert. Die Lymphocyten dieses Stadiums unterscheiden sich von den zuerst auftretenden — den primären Lymphocyten — durch eine verstärkte Färbbarkeit. Der Kern tritt als ein hellerer Fleck in dem dunkelblauen Plasmaleib hervor. Der Kernsaft hat einen etwas rötlichen Ton. Im Chromatinnetz liegt ein großer dunkler Nucleolus. Zellen vom Habitus der primären Lymphocyten kommen auch jetzt noch, wenn auch in geringerer Zahl, vor; sie sind mit den dunkleren Lymphocyten durch unmerkliche Uebergänge verbunden [1]).

In großer Anzahl treten die Lymphocyten in der Umgebung der Thymus auf.

2) Sehr stark verschieden von dieser Form sind Wanderzellen mit hellen Kernen und mehr oder weniger deutlich rosa gefärbtem Plasma. Die Zellkonturen sind nicht scharf umschrieben. Meist sind die Ränder ausgezackt oder in feine fadenförmige Pseudopodien ausgezogen. Es wäre zuweilen direkt unmöglich, sie von fixen Mesenchymzellen zu unterscheiden, wenn nicht die bei Bindegewebszellen fehlende Acidophilie und die abgerundete Form des Plasmaleibes zu den typischen Wanderzellen hinüberführten. Das Plasma ist undeutlich gekörnt, der Kern meist stark fragmentiert.

Wie verschieden diese beiden Formen auch sind, sie bilden keine getrennten Zellarten, denn eine ganze Reihe von Uebergangsformen leitet von der einen zur anderen über. In Fig. 12 (Taf. 14) sind einige Leukocyten aus dem interstitiellen Mesenchym der Vorniere, und zwar vom selben Tier, abgebildet. Von dem großen Lymphocyten A führen Uebergangsformen B, C, D, E zu den acidophilen Wanderzellen F, G, H. Man kann nicht selten den Farbenumschlag von basophil zu acidophil direkt verfolgen, wie in Form I angedeutet. Somit ist die verschiedene Färbbarkeit nicht auf genetische Verschiedenheit, sondern auf den jeweiligen Stoffwechselzustand der einzelnen Elemente derselben Zellart zu-

1) Vielleicht ist der Färbungsunterschied bei Lymphocyten jüngerer und älterer Stadien zum Teil durch verschiedene Fixierung bedingt. Meine jungen Larven sind mit Picrosublimat, die älteren mit Picroformol behandelt. Letztere Fixierung ergibt für sämtliche Körperelemente eine intensivere Färbung.

rückzuführen. Ebenso ist die verschiedene Größe der Zellen kein wesentliches Unterscheidungsmerkmal. Es finden sich neben den großen Formen der basophilen Wanderzellen typische kleine, plasmaarme Lymphocyten, wie sie in ähnlicher Form z. B. in der Thymus vorkommen. Auch diese Zellen entstehen durch Umbildung aus dem primären großen Lymphocyt, wie Uebergangsformen zeigen, z. B. A, B, K, L, M. Es gelingt nicht, um diese Zeit eine besondere Quelle für die Lymphocyten zu entdecken. Bei ihrer Entstehung aus primitiven Blutzellen, Mesenchym oder Endocard haben alle Leukocyten den Habitus der primären Lymphocyten.

Endlich sind zu erwähnen die Granulocyten (Fig. 12, N, O, P). Es finden sich in verschiedenen Zellen intensiv rot mit der Giemsalösung gefärbte Körnchen. Auch mit Eosin lassen sich Granula herausdifferenzieren. Die Anzahl der Körnchen ist sehr wechselnd. Der ganze Zelleib kann mit ihnen angefüllt sein; bei anderen Leukocyten sieht man nur einzelne Granula auftreten. Sie sind in ihrem Auftreten nicht an eine bestimmte Zellform gebunden; man findet sie sowohl in basophilen als acidophilen Elementen: in letzteren allerdings häufiger. Der Kern ist meist stark fragmentiert.

Die Granulocyten werden fast ausschließlich als Wanderzellen angetroffen. In der Vorniere und dem mesenterialen Leukocytenherd sind sie bei Larven von 7 mm an reichlich vorhanden.

Im Blute kommen am zahlreichsten die basophilen Leukocyten vor, neben ihnen auch die anderen Formen mit Ausnahme der Körnchenzellen. Häufig findet man eine Zellform, die ausschließlich dem fließenden Blut eigen zu sein scheint (Fig. 12a). Diese Elemente haben eine länglichovale Gestalt; der Kern ist ebenfalls in die Länge gezogen, meist unregelmäßig zackig und ziemlich hell. Das Chromatin ist in eigentümlichen Längszügen angeordnet, die einzelne Maschen bilden können; rundliche Chromatinschollen finden sich seltener. Das Plasma färbt sich violett und sieht nahezu homogen aus. Wahrscheinlich haben wir es hier mit einer Modifikation der primären Lymphocyten zu tun, die einer besonderen Funktion im Gefäßblut angepaßt ist. Im Mesenchym fehlten diese Zellen.

Im vorhergehenden sind drei Entstehungswege der ersten weißen Blutkörperchen geschildert worden: 1) durch Differenzierung aus den primitiven Blutkörperchen; 2) durch Abrundung und Ablösung von Elementen des embryonalen Bindegewebes; 3) durch Ablösung von Endothelzellen.

Wir können von einer sehr weitgehenden Uebereinstimmung des Blutbildungsmodus mit dem der höheren Tierklassen reden. Alle drei Möglichkeiten sind auch in der am weitesten fortgeschrittenen Säugetiergruppe verwirklicht.

Es war von vornherein anzunehmen, daß sich in den Einzelheiten Differenzen zeigen würden. Diese Verschiedenheiten sind zum größten Teil sicher auf den Dotterreichtum der Amphibieneier zurückzuführen.

Zunächst einige Worte über die erste Entstehung der Blutkörperchen. Bei den Säugern treten die Elemente des ausgebreiteten mittleren Keimblattes erst zu vielen blutinselartigen Gebilden zusammen, die ein Netz kompakter Schläuche bilden. Die Randzellen des Stranges platten sich ab und liefern Endothelzellen, die zentral gelegenen Elemente werden abgerundet und als Blutzellen weggeschwemmt.

Bei Amphibien wird durch den Dotterreichtum der Keimblätter die erste Blutbildung, auf die hier nicht näher eingegangen wurde, vereinfacht. In einer vorhergegangenen Untersuchung habe ich in Uebereinstimmung mit Brachet und Marcinowski gezeigt, daß der ventrale Teil des undifferenzierten Mesoblasts vom kaudalen Leberende bis zum Schwanzteile sich abgliedert und die sogenannte Blutinsel liefert. Auch hier verwandeln sich die Zellen des abgegliederten Bezirks in primitive Blutkörperchen und Endothelzellen. Irgendeine vorherige Differenzierung ist in der Blutinsel nicht wahrnehmbar. Erst nachträglich zerfällt die Blutinsel in ein Netz von kommunizierenden Gefäßen.

Derselbe Dotterreichtum der jungen Stadien bringt es mit sich, daß man bei Anuren viel schärfer zwischen der Entstehung der ersten Leukocyten aus den primitiven Blutkörperchen einerseits und aus Mesenchymzellen andererseits unterscheiden muß. Bei den Säugern sind es von vornherein verästelte Mesenchymzellen, die zu Blutinseln zusammentreten. Bei Amphibien bestehen die primitiven Keimblätter aus sehr großen rundlichen Elementen, die locker zusammenliegen und keine Fortsätze haben. Die verzweigten Mesenchymzellen gehen aus diesen Elementen hervor, indem die von den Keimblättern ausgeschiedenen Dotterzellen sich festsetzen und miteinander durch Fortsätze in Verbindung treten. Diese Elemente sind von den primitiven Dotterzellen ihrem Aussehen nach doch recht verschieden. Daher erscheint auch der Vorgang einer erneuten Abrundung und Ablösung von Mesenchymzellen als

etwas Eigenartiges im Vergleich zur primitiven Blutbildung aus dem undifferenzierten Mesoblast.

Es sind stets einzelne Mesenchymzellen, die sich abrunden und aus dem allgemeinen Verband austreten. Eine Inselbildung tritt nicht ein.

Eine Blutbildung aus dem Endothel findet in viel beschränkterem Maße statt. Außer dem Endocard scheint nirgends eine Umwandlung von Endothelzellen zu Leukocyten vor sich zu gehen.

Wichtigere Unterschiede beziehen sich auf die Entwickelung der farbigen Blutzellen. Bei Säugern und Vögeln entstehen zuerst durch Differenzierung aus den primitiven Blutkörperchen hämoglobinhaltige Zellen — „primitive Erythroblasten" (Maximow) —, die sich anfangs energisch vermehren. Sehr früh aber gehen sie zugrunde und werden durch eine neue hämoglobinhaltige Zellart ersetzt, die durchs ganze Leben erhalten bleibt. Diese neue Generation von Blutelementen entsteht aus den weißen Blutkörperchen, die zugleich mit den primitiven Erythroblasten aus den Stammelementen des Blutes hervorgegangen sind. Bei Säugern verwandeln sich die Blutzellen der zweiten Generation bald zu den bekannten kernlosen Blutscheiben. Dagegen bleiben die primitiven Erythroblasten meist bis zur eintretenden Degeneration kernhaltig und sind auch viel größer als die späteren Erythroblasten.

Ein derartiges Verhalten ist bei Bufolarven vor der Metamorphose nicht vorhanden. Wie die primitiven Erythroblasten der Säuger und Vögel, sind alle Erythrocyten der Larve auf die ersten indifferenten Blutzellen zurückzuführen. Auch hier vermehren sie sich ausschließlich durch Gegenteilung; die Leukocyten haben keine genetischen Beziehungen zu den Erythrocyten, abgesehen von ihrer gemeinsamen Entstehung aus den ersten Blutzellen. Wir müssen annehmen, daß die Erythrocyten der höheren Tierklassen, welche den größten Teil des Lebens funktionieren, den roten Blutkörperchen der Anurenlarven fremd sind, da sie auf eine ganz verschiedene Weise entstehen. Dagegen haben wir das Recht, die primitiven Erythroblasten mit den Erytrocyten von Bufo zu homologisieren. In allen wesentlichen Merkmalen stimmen sie überein. Auf diese Weise erklärt sich das Vorhandensein von zwei zeitlich verschiedenen Generationen von hämoglobinhaltigen Blutzellen bei Säugern und Vögeln. Die primitiven Erythroblasten sind „Ueberbleibsel phylogenetisch alter noch unvollkommener Formen" — eben der Blutzellen wie sie bei Anurenlarven auftreten — wie Maximow ganz richtig vermutet hat.

Das Gesagte bezieht sich jedoch auf die Verhältnisse vor der Metamorphose. Ich fand, daß in späteren Stadien der Leberentwickelung tatsächlich eine Neubildung von Erythrocyten aus farblosen Zwischenstadien vor sich geht.

Diese Entstehungsweise ist analog der sekundären Erythropoese der Säuger und unterscheidet sich grundsätzlich von der vorherigen Genese der Amphibienblutkörperchen. Denn die allerdings auch farblosen primitiven Blutkörperchen sind eine Zellart für sich, die mit den bereits bedeutend differenzierten späteren Leukocyten keineswegs identifiziert werden darf. Die Schicksale der roten Blutkörperchen nach der Metamorphose habe ich nicht weiter untersucht. Es ist aber die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß zugleich mit dem Einsetzen eines neuen Blutbildungsmodus, die embryonalen Blutkörperchen, die offenbar den Bedingungen des larvalen Lebens speziell angepaßt waren, nun zugrunde gehen und einem neuen Zellstamm Platz machen. Analoge Erscheinungen finden wir bei der vollständigen Nekrose und der darauffolgenden Regeneration des Darmepithels, des Nierenparenchyms. Der binnen wenig Tagen vollzogene Uebergang vom Wasser- zum Landleben muß naturgemäß ganz gewaltige Umwälzungen in der Organisation des Tieres nach sich ziehen. Ein allbekanntes Beispiel aus einem anderen Gebiet ist die völlige Reorganisation des Insektenkörpers beim Uebergang von Raupe zu Imago.

Daß nun das Blut, welches bei der metamorphosierten Kröte auf eine ganz verschiedene Art mit der Atemluft in Berührung kommt, auch mitverändert wird, ist a priori sehr wahrscheinlich. Zu beachten ist, daß auch bei den Dipnoern zwei verschiedene Generationen von Blutzellen beschrieben wurden (Bryce).

Sämtliche Leukocytenformen entstehen durch Umbildung aus dem einen primären Lymphocyt. Schridde hat auf Grund komplizierter Färbungsmethoden einen tiefgreifenden morphologischen und genetischen Gegensatz zwischen Lymphocyten und Myelocyten behauptet. Ich glaube nicht, daß Färbungsverschiedenheiten als ein Unterscheidungsmerkmal für verschiedene Arten von weißen Blutkörperchen gelten könnten. Durch das Vorhandensein von zahllosen Uebergängen zwischen weitgehend verschieden gebauten Zellformen, durch das Fehlen von speziellen Entstehungsorten für die einzelnen Arten wird jede Abgrenzung verwischt. Die vorhandenen Namen gelten bloß als technische Bezeichnungen besonders ausgeprägter Formen, nicht aber als Speciesnamen.

Wir haben nun die Bedeutung einzelner Organe für die Bildung der weißen Blutkörperchen zu erörtern. Auf eine Schilderung der histologischen und histogenetischen Verhältnisse kann hier nur insofern eingegangen werden, als dieses mit unserer Frage in Zusammenhang steht. Eine genauere Darstellung z. B. der interessanten Histogenese der Thymus würde uns hier zu weit führen.

Leber.

Bei Larven von 5—6 mm Mund-Afterlänge besteht das Organ in der Hauptsache aus großen kubischen Zellen mit granuliertem Protoplasma und rundem hellen Kern. In einzelnen Bezirken sind die Leberzellen stark mit Dotter infiltriert. Im Zelleib sind kleine Vakuolen vorhanden. Zellmembran fehlt.

In den Interstitien des von den Leberzellen gebildeten Balkennetzes ist das Netz der Blutbahnen eingelagert. Die großen Venen an der Peripherie des Organs sind zum Teil ins Parenchym eingelagert, nach außen aber nur vom visceralen Mesoderm umgrenzt. Von hier dringen Zweige ins Parenchym, die sich in das Netz der eigentlichen Lebergefäße auflösen. Sedgwick Minot hat sie unter dem Namen Sinusoide, der auch hier beibehalten werden soll, eingehend beschrieben. Ihr Hauptmerkmal ist, daß sie keine eigene Gestalt besitzen. Ihre Wandung lehnt sich direkt an die Leberzellen, ohne daß es möglich wäre, ein Zwischengewebe wahrzunehmen. Dabei ist auch ihre Weite entsprechend dem Verlauf der Drüsenschläuche sehr wechselnd; nicht selten kommen größere lakunenartige Räume zustande. Die Wand der Sinusoide ist von einer Schicht Endothelzellen gebildet. In der Krötenleber sind die Zellen außerordentlich spärlich verteilt; weite Strecken der Wandung lassen sich absuchen, ohne daß ein Kern auftaucht. In der Wandung der großen Venen sind sie zahlreicher. Die Gestalt der Kerne ist verschieden. Meist sind es längliche, stark färbbare Gebilde, die im Flachschnitt als breite Scheiben erscheinen. Doch können sie eine rundliche Gestalt annehmen und ins Lumen vorspringen. Der Plasmaleib ist meist sehr schwach entwickelt. Die Kerne liegen den Leberzellen direkt an; nicht selten werden diese schalenförmig von den Endothelzellen umgriffen (Fig. 14, Taf. 14).

Trotz der Seltenheit von Endothelzellen grenzen die Bluträume nirgends direkt an die Drüsenschläuche. Auf genau quergetroffenen Stellen läßt sich stets eine feine, stärker lichtbrechende Linie unterscheiden, die meist von der blasseren Drüsensubstanz

durch einen feinen Spalt getrennt ist, zuweilen aber ihr dicht anliegt. Diese dünne Plasmaschicht steht in direkter Verbindung mit dem Zelleib der Endothelien und ist somit als die Wand der Sinusoide anzusehen. Flachschnitte treffen die Wandung infolge ihrer außerordentlichen Feinheit nur selten auf größeren Strecken. Sie zeigen, daß die Wandung keinen retikulären Bau hat, wie es Mollier in der Leber der Säuger gesehen hat. Die feine Membran zeigt eine feinwabige Struktur und besitzt nirgends große Oeffnungen. Etwas dichter ist sie in der Umgebung der Kerne.

Eine bindegewebige Kapsel fehlt. Das viscerale Blatt des Peritoneums liegt der Außenfläche des Organs eng an und nimmt zum Teil an der Begrenzung der großen Venen mit teil. Bei diesen hat das spärliche Endothel noch ganz das Aussehen von abgeplatteten Mesenchymzellen, die durch Fortsätze mit dem Peritoneum in Zusammenhang stehen. An manchen Stellen ist keine Sonderung vorhanden: Peritoneum und Venenwand fließen zu einer Schicht lockerer Zellen zusammen. Im Inneren des Organs ist das Mesenchym sehr spärlich entwickelt. Eine größere Ansammlung von Mesenchym findet sich nur an einer Stelle, und zwar in der Umgebung des Gallengangs. Von hier aus dringen einzelne Zellen ins Lumen der Sinusoide und bilden ein weitmaschiges Netz. Sie fließen mit der Gefäßwandung zusammen. An dieser Stelle geht das Lumen der Sinusoide somit direkt in das Mesenchymnetz über. Wie ich früher gezeigt habe, entstammt die Auskleidung der Sinusoide dem Zellmaterial der primären Anlage; ist also entodermal; dagegen dringt das Mesenchym, das den Gallengang umgibt, vom mittleren Keimblatt ein. Beide Gewebsarten berühren sich hier unmittelbar und sind nicht voneinander zu unterscheiden.

Auch von der peritonealen Umkleidung können einzelne Bindegewebszüge in Parenchym eindringen. Sie bewirken eine Sonderung von einzelnen Leberlappen. Vereinzelte verzweigte Zellen trifft man auch in den Lumina der Sinusoide.

Zwischen Endothel und den Leberschläuchen ist kein Mesenchym vorhanden.

Unzweifelhafte weiße Blutkörperchen finden sich bei diesem Stadium bereits in größerer Anzahl. Sie treten hier auf zugleich mit den ersten Lymphocyten in den großen Körpergefäßen und im Körpermesenchym. Man trifft die weißen Blutkörperchen zuweilen in Wanderung zwischen den Leberzellen. Meist liegen sie jedoch im Lumen der Sinusoide. Kernteilungsfiguren sind häufig; dabei sieht man, daß die sich teilenden Zellen der Gefäßwand eng an-

liegen. Immer sind die Wandzellen einzeln zu sehen, Inselbildungen kommen nicht vor.

Woher kommen diese Zellen? Erstens können sie zweifellos mit dem Gefäßblut in die Sinusoide gelangt sein. Zweitens steht ihnen der Weg durch die Mesenterien offen, die die Leber mit Vorder- und Mitteldarm verbinden. Hier finden sich zahlreiche Wanderzellen. Sie durchdringen die Wand der Venen und gelangen ins Gefäßlumen. Endlich findet eine Neubildung von Zellen extravaskulär im Organ selten statt. Der Ort dieser Zellproliferation ist das Mesenchym in der Umgebung des Gallenganges. Man trifft häufig Bilder, wie sie vorher für das Körpermesenchym beschrieben wurden: eine Abrundung und Verdichtung des Plasmaleibes, die mit mit einer Herauslösung der Zellen aus dem allgemeinen Verband endigt. Diese Zellen lagern nun in den Maschen des Muttergewebes zusammen mit Elementen, die aus der Umgebung der Gallenblase und durch die Mesenterien gewandert sind. Zur Bildung eines richtigen adenoiden Gewebes, wie es im mesenterialen Leukocytenherd vorliegt, kommt es jedoch nicht. Im ganzen sind es doch nur wenige Zellen, die in dem Maschenwerk liegen. Letzteres behält auch stets das Aussehen von gewöhnlichem Mesenchym. Da der Herd in offener Verbindung mit dem Lumen der Lebergefäße steht, so können die Zellen ungehindert in die Sinusoide gelangen.

Der geschilderte Blutbildungsherd entspricht wohl dem Reticulum Molliers. Ein Unterschied liegt namentlich in der geringen Verbreitung dieses Bezirkes. Ferner werden hier bei Bufo lediglich farblose, nicht farbige Elemente gebildet. Wie oben bereits hervorgehoben, geschieht die Vermehrung der Erythrocyten ausschließlich durch fortgesetzte Teilung der anfangs gebildeten Zellmenge.

Ein scheinbarer Widerspruch besteht zwischen den Angaben Van der Strichts und den meinen bezüglich der Verbreitung des blutbildenden Gewebes. Van der Stricht schildert bei Salamandra, Axolotl und Alytes umschriebene Herde von lymphoidem Gewebe, die besonders an der Peripherie sehr ausgedehnt sind, daneben auch im Inneren des Organs vorkommen. Diese Verschiedenheit ist durch die verschiedene Organisation der untersuchten Tiere bedingt. Wie bekannt, zeichnet sich Bufo durch die außerordentliche Spärlichkeit von Bindegewebe vor anderen Anuren, namentlich aber urodelen Arten aus (vgl. Oppels Handbuch). Die Retikulumbezirke an der Peripherie, die sonst stark

ausgebildet, sind hier eben durch einzelne Mesenchymzellen angedeutet.

Es wurden wiederholt Angaben über eine blutbildende Rolle der Leberendothelien gemacht (Säuger). Bei der Armut der Sinusoide an Endothelzellen und dem geschlossenen Bau der Wandung ist es schon a priori nicht sehr wahrscheinlich, daß auch bei Bufo eine solche Tätigkeit vorliegen könnte. In der Tat ist es nicht der Fall. Trotz der wechselnden Form und Größe der Endothelzellen fand ich keine Bilder der Art, wie sie der Endocard so reichlich liefert. Auch vom Endothel ausgehende Zellwucherungen, bei denen eine senkrechte Teilung der Endothelzelle eintritt und die eine Tochterzelle ins Lumen gelangt (M. Schmidt), fehlen.

Die Leberzellen besitzen zuweilen eine überraschende Aehnlichkeit mit Leukocyten, und es fällt schwer, die durch Schrägschnitt hervorgerufenen Bilder von frei im Lumen der Sinusoide liegenden Leberzellen von wirklichen Leukocyten zu unterscheiden. Eine genetische Beziehung zwischen Leber und Blutzellen ist aber sicher nicht vorhanden. Auf Querschnitten bildet die Begrenzung der Leberbalken stets eine zusammenhängende Linie, und von einer Auswanderung der einzelnen Zellen in die umgebenden Bluträume ist gar keine Rede.

Bei älteren Larven bleiben die Verhältnisse im wesentlichen unverändert. An der Peripherie nimmt das Mesenchym etwas zu. Auch die das Parenchym durchziehenden größeren Gefäßzweige zeigen eine verstärkte Wandung. Von ihr aus gehen Faserzweige in die Wand der Sinusoide. Größere Ansammlungen von Bindegewebe im Innern des Organs fehlen aber nach wie vor.

Ein Umstand erschwert die Untersuchung in sehr bedeutendem Maße. Die vorher schwach angedeutete Vakuolisierung der Leberzellen nimmt jetzt zu. Das Zellplasma verteilt sich auf einzelne Bälkchen und an der Peripherie der Zelle, wodurch ein wabiger Bau zustande kommt. Der Kern wird zur Seite gedrängt und sieht häufig geschrumpft aus. Dadurch erhalten die Zellen eine auffallende Aehnlichkeit mit gewissen Formen des Fettgewebes der höheren Tierklassen (Winterschlafdrüse). Wenn nun, was wohl auf den Einfluß des Fixierungsmittel zurückzuführen, die dünne Zellwand einreißt, so wird es schwierig, trotz einer merklichen Zunahme der Endothelien, die Lumina der unregelmäßig gebauten Sinusoide von den Zellhöhlen zu unterscheiden.

Aber selbst bei dieser für die Untersuchung ungünstigen Struk-

tur kann man behaupten, daß die Hauptmenge der Blutzellen im Inneren der Bluträume liegt und sich auch hier vermehrt. Nur vereinzelte Elemente findet man auf Wanderung zwischen den Leberzellen. Der einzige extravasale Herd bleibt wie vordem das Bindegewebe des Gallenganges. Intraparenchymatöse Herde kommen nicht vor.

An der Peripherie sammeln sich Leukocyten in größerer Anzahl an (couche corticale von VAN DER STRICHT). Fig. 13. Hier sind es meist acidophile Elemente mit größeren gelappten Kernen. Auch in den zentraleren Partien sind die weißen Blutkörperchen zahlreich; sie können zu Gruppen zusammenliegen. Typische kleine Lymphocyten herrschen hier vor.

Ich komme zum Schluß, daß in der Larvenleber von Bufo eine eigentliche Neubildung von Leukocyten nur aus dem Mesenchym der Umgebung des Gallengangs, somit extravaskular geschieht. Im übrigen verhält sich das Organ vollkommen passiv. Namentlich bei älteren Larven findet sich eine große Anzahl von weißen Blutkörperchen in den Sinusoiden; sie lagern namentlich an der Peripherie des Organs. Die Vermehrung dieser Blutzellen geschieht ausschließlich durch Teilung im Inneren der Gefäße. Weder das Endothel der Sinusoide noch das Drüsengewebe sind an der Produktion von Leukocyten beteiligt.

Der sichtbare Grund dieses Verhaltens, das namentlich von den Verhältnissen bei höheren Tierklassen so sehr abweicht, liegt in der Armut des Bindegewebes. Für eine Entstehung von intraparenchymatösen Herden liegt eben kein Material vor. Wir sehen, daß überall im Körper, wo blutbildende Herde vorliegen, ein mesenchymatisches Stützgewebe auftritt. In jüngeren Stadien der Larvenentwickelung ist nur ein solcher Herd vorhanden — der mesenteriale Leukocytenherd. Später kommen Milz, Knochenmark und auch die Leber dazu.

Die Funktion der fehlenden Herde haben überwiegend die Sinusoide übernommen. Hier liegen, wie VAN DER STRICHT gezeigt, besonders günstige Bedingungen vor, die den Blutzellen eine ungestörte Vermehrung zusichern. Hierher gehört namentlich die Verminderung des Blutdruckes. Diese ist bedingt durch reichliche Entfaltung und unregelmäßige, zum Teil lakunenartige Gestaltung der Bluträume. Auch die unmittelbare Nähe der Drüsenzellen wird von Bedeutung sein.

Bei metamorphosierten Tieren tritt eine weitgehende Aenderung des Verhaltens der Leber im Larvenzustand ein. Eine frisch eingefangene Kröte von 70 mm Mund-After-Länge ergab folgenden Befund:

Schon bei schwacher Vergrößerung fällt der große Blutreichtum des Organs auf. Starke Gefäßzweige durchziehen das Parenchym in allen Richtungen. Auch die von ihnen ausgehenden Sinusoide heben sich durch die nach Behandlung mit Giemsalösung intensiv rote Färbung des Hämoglobins von der Umgebung ab. Von der bindegewebigen Kapsel der Leber, wie von der Wand der Venen strahlen zahlreiche starke Bindegewebszüge ins Parenchym; sie verteilen sich an der Wandung der Bluträume, die dadurch eine bedeutende Stärke erhält und überall als deutlicher tiefrosa Streifen sich von den Drüsenteilen abhebt. Auch zwischen den einzelnen Tubuli lassen sich überall Bindegewebszüge nachweisen,

In großer Zahl finden sich überall ausgesprochen intraparenchymatöse Blutherde (Fig. 15, Taf. 14). In Begleitung der großen Gefäße verlaufen Gallengänge — Röhren, gebildet von einer Schicht kubischer, ziemlich blasser Zellen mit schwach blau gefärbtem Plasma und großem hellen Kern. Die Gallengänge sind von Mesenchymhüllen umgeben, die mit der Venenwand in Zusammenhang stehen. Die so gebildeten Mesenchyminseln grenzen direkt an das Drüsengewebe und gehen kontinuierlich in die Wandung der Sinusoide über. Dieses Verhalten haben wir bereits in früheren Stadien an dem damals in Einzahl vorhandenen Gallengang getroffen; es stellt offenbar eine weitere Entfaltung einer schon vorher angedeuteten Struktur dar. In den Maschen des zwischen Gefäßwandung und der Kapsel des Gallengangs gelegenen Mesenchymnetzes liegen zahlreiche freie Zellen. Es hat sich hier ein richtiges adenoides Gewebe mit engen Maschen ausgebildet.

An vielen Stellen kann man deutlich sehen, wie die abgeplatteten, blassen Wandzellen des Gefäßes allmählich eine rundliche Gestalt erhalten, einen deutlichen Plasmaleib um sich erkennen lassen und schließlich als freie Zellen in den Maschen des Retikulums zu liegen kommen. Zunächst färben sie sich ziemlich blaß. Direkte Uebergänge führen aber zu großen, dunkelkernigen Formen, die in verschiedenster Gestalt auftreten. Soweit ich sehen kann, unterscheiden sie sich nicht wesentlich von den bereits früher beschriebenen Elementen dieser Art.

Diese überall zerstreuten Herde können sowohl farblose als auch farbige Blutzellen hervorbringen. Leider erlaubt mir das

vorhandene Material nicht, auf eine nähere Schilderung der Umwandlungsprozesse einzugehen. Eines aber läßt sich mit Sicherheit behaupten. Der Ausgangspunkt sowohl der Leuko- als auch der Erythropoese ist indifferentes Mesenchymgewebe, das zum größten Teil von der Gefäßwandung aussproßt. Eine gesonderte Endothelschicht ließ sich in der Wandung nicht unterscheiden; in ihrer ganzen Stärke hatte sie einen ziemlich gleichartigen Bau.

Außer Zusammenhang mit dem Venen- und Gallengangsystem fand sich ein vereinzelter sehr großer peripherer Herd, in dem ausschließlich weiße Blutkörperchen vertreten waren. Das retikuläre Bindegewebe stand mit der Kapsel im Zusammenhang. Wie auch die kleinen Herde, war es gegen die Umgebung nicht scharf abgegrenzt.

Eine intravaskulare Proliferation von Blutzellen aus der Gefäßwand konnte auch hier nicht nachgewiesen werden.

Aus den Blutbildungsherden gelangen die Zellen in die direkt angrenzenden Bluträume. Auch hier findet eine weitere Vermehrung und Entwickelung der zum Teil noch unreifen Blutzellen statt.

Wir sehen somit, daß mit der starken Entwickelung des Bindegewebes auch die Blutbildung an Ausdehnung gewinnt. Grundverschieden von den Verhältnissen der larvalen Leber ist nur das Auftreten einer sekundären Erythropoese. Denn, wie wiederholt erwähnt, stammen sämtliche Erythrocyten der Larve von den primitiven Blutkörperchen, hier dagegen entstehen sie aus dem Mesenchym durch Vermittlung farbloser Zellen. Auf den wahrscheinlichen Zusammenhang dieser Neubildung mit dem Uebergang vom Wasserleben zum Landleben habe ich bereits hingewiesen.

Thymus.

Bei Larven von ca. 10 mm Gesamtlänge, bei denen eben die Differenzierung der primitiven Blutkörperchen vor sich geht, stellt die Thymus beiderseits eine Knospe der dorsalen Schlundwand dar. Sie liegt unterhalb des Ohrbläschens, wie bereits Maurer es beschrieben hat. Nach vorn grenzt sie an den Hyoidbogen, der sie zum Teil bedeckt. Kaudalwärts stößt sie direkt an das Ganglion facialis. Die Elemente des letzteren durchsetzen bei einzelnen Serien den hintersten Abschnitt der epithelialen Anlage. Die Vena jugularis verläuft dorsalwärts, eingebettet zwischen dem Hyoidbogen und dem Ohrbläschen, ventral verläuft eine Kiemenvene.

Die Knospe ist an den beiden Seiten der Larve nicht gleichmäßig entwickelt. Während sie auf der einen Seite dem Epithel des Pharynx breit aufsitzt, steht sie auf der anderen nur noch durch einen Stiel mit dem Mutterboden in Zusammenhang.

In ihrem Bau unterscheidet sich die Knospe nicht von dem Pharynxepithel. Sie besteht aus großen, dotter- und pigmentreichen Zellen, das Plasma erscheint fädig und färbt sich nach Giemsa zartblau. Der Kern ist groß, rund, doch durch den Druck von Dotterschollen oft deformiert. Der Kernsaft färbt sich hellrosa, im spärlichen Chromatin liegt ein großer blauer Nucleolus. Die Zellgrenzen sind nur schwach angedeutet. Um die Anlage herum finden sich bereits vereinzelte Wanderzellen. Einige liegen der Knospe eng an, andere sieht man mitten im Parenchym eingebettet.

Es steht außer jedem Zweifel, daß diese Wanderzellen von außen in die Thymus gelangt sind. Sie sind von dem umgebenden Thymusgewebe sofort durch den tieferen violetten Ton der Kernsaftfärbung, reichlicheres Chromatin und geringere Größe zu unterscheiden.

Dieses jüngste Stadium ist für die Entscheidung der Frage von der Herkunft der kleinen Thymuszellen von großer Bedeutung. Denn nur hier läßt sich eine Unterscheidung zwischen Leukocyten und Epithelzellen völlig scharf durchführen. Die Giemsafärbung leistet hier gute Dienste.

Durch die Gestaltung ihrer Zellen läßt sich die Knospe vom umgebenden Bindegewebe wohl unterscheiden. Eine scharfe Grenze ist allerdings vorerst nicht zu ziehen. Gefäße sind noch nicht vorhanden.

Noch während die Thymus im Zusammenhang mit der Pharynxwand steht, nimmt die Anzahl der Wanderzellen um sie herum merklich zu. Auch in weiterer Entfernung von der Thymus sind Wanderzellen im Mesenchym häufiger als sonst in der Cutis.

Im umgebenden Mesenchym, das bedeutend verdichtet ist, beobachtet man häufige Bilder einer Abrundung der Mesenchymzellen, wie sie im ersten Abschnitt beschrieben wurden. In der Hauptsache findet man basophile Lymphocyten. Sehr selten sind in frühen Stadien acidophile Formen mit polymorphen Kernen. Unter den Lymphocyten sind große und kleine zu unterscheiden, wobei bei jungen Tieren die großen, später die kleinen Formen überwiegen. Zu bemerken ist, daß der Unterschied zwischen

„groß“ und „klein“ sich in der Hauptsache auf den Zelleib bezieht. Der Kern bleibt ziemlich unverändert. Daß diese Anhäufung keine zufällige ist, beweist die Regelmäßigkeit der Erscheinung und der Umstand, daß die Wanderzellen schwinden, sobald die Thymusregion in der Serie zu Ende ist.

Maximow sagt bei der Schilderung eines gleichen Befundes in der Säugerthymus: „Man kann sich der Vorstellung nicht erwehren, daß das Thymusepithel bei seinem Wachstum auf das Mesenchym einen besonderen Reiz ausübt und die fixen Zellen des Mesenchyms veranlaßt, sich in wandernde amöboide Elemente zu verwandeln.“ Diese Vorstellung finde ich sehr berechtigt.

Dieselben Zellen sind es, die namentlich die periphere Zone der Thymus infiltrieren (Fig. 17, Taf. 14). Man sieht zahlreiche Bilder eines Durchdringens der Grenze zwischen Thymus und Bindegewebe von seiten dieser Zellen (Fig. 16a, b, Taf. 14). Auffallend ist dabei die zuweilen langgezogene Zellgestalt.

Wandern diese Zellen ein oder aus? Wenn wir die Struktur der Thymus betrachten, so erscheint die Beantwortung dieser Frage nicht mehr so einfach, wie in dem zuerst untersuchten Stadium. Die großen charakteristischen Kerne der Epithelzellen sind kleiner geworden; auch ist ihre Färbung nicht mehr so distinkt. Auch die dazwischen gelegenen Elemente lassen stufenweise Veränderungen wahrnehmen. Die peripher gelegenen Zellen sind mit den umliegenden Wanderzellen vollkommen identisch. Die mehr nach innen gelegenen dagegen färben sich schwächer, ihre Zellgrenzen sind nicht mehr so scharf gezeichnet — sie nähern sich in ihrem Aussehen den Epithelzellen. Dieses Bild wird in späteren Stadien noch ausgeprägter. Solche Bilder machen es wohl begreiflich, daß Stöhr einer Differenzierung der primären epithelialen Anlage in kleinere, immobile Elemente das Wort reden kann. Dazu kommt, daß die Anzahl der Wanderzellen das Organ bei Tieren von gleichem Alter sehr verschieden sein kann. Ich finde solche, die gar keine Wanderzellen aufweisen, andere, bei denen nur vereinzelte Zellen zu finden sind. Solche Bilder werden wohl Stöhr vorgelegen haben.

Untersucht man aber nun das Verhalten der Wanderzellen um das Organ, so muß entschieden die Vorstellung Oberhand gewinnen, daß die in der peripheren Thymuspartie gelegenen Zellen eingewandert sind und die nach innen gelegenen Umbildungsprodukte derselben sind, vielleicht durch den Ruhezustand bedingt.

Zunächst läßt sich die Abstammung der Wanderzellen aus Mesenchymelementen direkt verfolgen. Die Annahme eines umgekehrten Prozesses — der Festsetzung von Wanderzellen — ist unzulässig. In diesem Fall mußten wir ja eine ganz enorme Verdichtung des Gewebes antreffen, was, wie der Vergleich mit späteren Stadien zeigt, nicht der Fall ist. Man kann einer Mobilwerdung von fixen Mesenchymzellen in der beschriebenen Weise von vornherein skeptisch gegenüberstehen und in den einzelnen Bildern zufällige Gestaltungen des so variablen Mesenchyms erblicken; auffallend bleibt immerhin der Umstand, daß gerade in der Umgebung der Thymus solche Bilder zum Teil in herdartigen Bezirken in so großer Zahl vorkommen.

Ferner ist zu beachten, daß die Anzahl der Thymusmitosen im Vergleich zur Masse der umliegenden Zellen in frühen Stadien äußerst spärlich ist. Wie Hammar für die Thymus der Fische zahlenmäßig gezeigt hat, liegt hier ein schwerwiegender Beweis gegen die Annahme einer Auswanderung von Wanderzellen aus der Thymus. Manche Schnitte einer Serie riefen bei mir zuerst den Eindruck hervor, das Organ zerfalle in seine einzelnen Elemente. So groß ist die Zahl der Wanderzellen, die es umgeben und die Grenze zwischen Thymus und Bindegewebe beinahe völlig verwischen. Wären alle diese Zellen in Auswanderung begriffen, so müßte die Thymus sehr bald verschwinden. Denn eine Vermehrung der Elemente im Inneren findet bei jüngeren Larven kaum statt; bloß an der Peripherie finden sich einzelne Mitosen. Dagegen sind unter den umliegenden Wanderzellen Teilungsbilder keineswegs selten.

Es erscheint mir hiernach als äußerst wahrscheinlich, daß das Verhalten von Larven, bei denen sich die Thymus schon abgeschnürt, doch eine deutliche Scheidung in Rinde und Mark noch nicht vorhanden ist, nur eine weitere Entwickelung des bei jüngeren Larven geschilderten Befundes darstellt. Lymphocyten, die in ihrer Form identisch sind mit den sonst im Körper vorkommenden Wanderzellen, dringen in das epitheliale Gewebe ein. Dabei gehen sie gewisse Veränderungen ein und nähern sich in ihrer Form und Färbbarkeit den Epithelzellen. Auf diese Weise kann eine Umwandlung letzterer in lymphocytenartige doch „fixe" Elemente vorgetäuscht werden.

Bald nach der Abschnürung der Knospe beginnt in ihr eine rege Zellvermehrung. Sie ist namentlich in der Peripherie lokalisiert, wo die eingewanderten Leukocyten am häufigsten sind. Fast

in jedem Schnitt sind Mitosen vorhanden. Daher wächst das Knötchen rasch. Allerdings muß dabei das eindringende Bindegewebe mit berücksichtigt werden. Zum Teil gelangt es mit den Blutgefäßen hinein; andererseits ist es nicht unwahrscheinlich, daß einzelne Bindegewebszellen der Umgebung infolge des raschen Knötchenwachstums ins Parenchym miteinbezogen werden. Diesen Eindruck hatte ich wiederholt, wenn die sonst durch eine Schicht verdichteten Gewebes bezeichnete Grenze undeutlich wurde und die Thymus direkt ins umgebende Mesenchym überzugehen schien. In ausgedehntem Maße findet ein solches Eindringen von Bindegewebe bei Säugetieren statt, wie ich es bei früherer Gelegenheit beobachtet. Jedenfalls ist bei Bufo die Beteiligung des Mesenchyms ziemlich unbedeutend. Einer Masseneinwucherung, wie sie z. B. von Ver Eecke geschildert wird, bin ich nicht begegnet.

Die Differenzierung der Thymuselemente erreicht bei Larven von 14—15 mm Mund-After-Länge ihren Höhepunkt. Im Zentrum des Organs, das seine rundliche Form beibehalten hat, und nur durch eindringende Gefäße etwas eingeschnitten erscheint, liegt das groß- und blaßkernige Mark. Die Kerne sind bläschenförmig und besitzen äußerst wenig Chromatin; häufig zeigen sie Karyolyseerscheinungen. Sie sind in einem mit der Giemsalösung rosa tingierbaren Stroma eingebettet. Solche Zellen sind, wenn auch in geringerer Anzahl, auch in der Rinde vorhanden. Das Mark ist reichlich von Gefäßen durchsetzt.

In der kräftigen Rindenzone fallen besonders die kleinen runden Kerne auf. Sie färben sich stark blau; ihr Chromatin ist in Netzform ausgefällt mit einzelnen an den Kreuzungspunkten der Chromatinbalken gelegenen Schollen.

Eine Abgrenzung der Zellen voneinander läßt sich nicht immer durchführen. Die blassen bläulich gefärbten Plasmaleiber liegen dicht aneinander. Durch den gegenseitigen Druck haben sie eine meist eckige Form.

Mehr nach dem Zentrum zu werden die Kerne größer und heller. Sie nähern sich in ihrem Aussehen den Kernen des Markes und scheinen in diese übergehen zu können.

Auch in der Rinde sind nicht selten runde dunkelblaue Klümpchen — Ueberreste von zerfallenen Kernen — sichtbar. Es wäre aber die Annahme sicher unberechtigt, daß man in der Rinde einen Zerfallsherd von eingwanderten Zellen vor sich habe. Die sehr zahlreichen Mitosen der Rundzellen beweisen das Gegenteil. Bei der kolossalen Anhäufung von zelligen Elementen bietet ein

Vorkommen von Zerfallserscheinungen nichts Auffallendes. Allerdings geht im Mark der Zerfall in größerem Umfang vor sich; hierauf deutet auch eine beträchtliche Anzahl von Granulocyten, die zwischen den Markzellen liegen.

Die um die Thymus gelegenen Wanderzellen treten in verschiedener Form auf (Fig. 18). Noch immer sind Lymphocyten, sowohl kleine als große, in beträchtlicher Anzahl vorhanden.



Textfig. 1. Die zwischen Thymus und Vena jugularis (Vj) gelegenen Wanderzellen entsprechen der Bahn eines Thymusastes der Vene, die nur teilweise oberhalb der Thymus sichtbar. Rechts unten Kiemenvene (eine Aortenwurzel), in deren Scheide keine Wanderzellen enthalten sind.

Daneben sieht man aber zahlreiche acidophile Formen, die in frühen Stadien nur ganz selten auftraten. Ferner findet man Granulocyten. Bei diesen erscheint der Zelleib nach Behandlung mit Giemsalösung mit leuchtend roten Körnchen ausgefüllt. Der Zelleib färbt sich meist rosa, der Kern ist polymorph.

Jetzt kann man eine bestimmte Wanderungsrichtung wahrnehmen (Textfig. 1). Man sieht die Wanderzellen in einer mediolateral gerichteten Straße, zwischen Thymus und V. jugularis. Das liegt daran, daß eine Neubildung von Leukocyten in der Nähe der Thymus aus Mesenchym nicht mehr stattfindet. Das Bindegewebe ist nicht mehr verdichtet und die spärlichen Kerne sehen blaß und unscheinbar aus. Die Wanderzellen kommen jetzt von anderen Körpergegenden herbei und benutzen hauptsächlich die Scheiden der von der Thymus lateral gelegenen V. jugularis als

Bahn. Auch die Scheiden der kleinen Venen zwischen Thymus und V. jugularis sind dicht mit Wanderzellen angefüllt. Außerdem wandern sie direkt durch das Mesenchym. Merkwürdigerweise bleiben die Scheiden der Kiemenvenen (Aortenwurzeln) von einer Infiltration mit Wanderzellen frei.

Das Verhältnis der Lymphocyten zur Thymus bleibt dasselbe wie in frühen Stadien. Die in die Rinde eingewanderten Zellen zeigen eine stufenweise Entfernung von dem Habitus der Lymphocyten. Die Kerne erhalten ein helleres Aussehen, der Zelleib verliert die scharfen Umrisse und die dunkle Tinktion. Endlich sind diese Elemente nicht von der großen Masse der Thymuszellen zu unterscheiden. Man kann diese Umwandlung recht klar an den Mitosenformen verfolgen (Fig. 19). Bei den im Mesenchym gelegenen Leukocyten sind die Chromatinschleifen schlank, lang und bilden schöne, deutliche Sternfiguren. Je weiter man in das Parenchym dringt, um so klumpiger werden diese Figuren. Schließlich sind nur noch die Enden der Schleifen als undeutliche Vorsprünge an den Rändern der Chromatinmasse zu sehen. Bei den Markzellen werden Mitosen sehr selten sein; ich habe keine angetroffen.

Was geschieht aber mit den acidophilen Formen? Ein Aufgehen in der Rindensubstanz, wie bei den Lymphocyten, habe ich nicht verfolgen können. Im Gegenteil, diese selben Zellen finden sich zwischen Peripherie und Mark in unveränderter Gestalt. Schon durch die zerklüfteten Kerne unterscheiden sie sich von den meist rundkernigen Thymuszellen. Im Mark sammeln sie sich in großer Anzahl und liegen hier vermengt mit den Markzellen. Auch Stöhr hat diese Einwanderung beschrieben. Im Mark finden sich ferner die Granulocyten in allen Ausbildungsstadien, von solchen, die nur wenige Körnchen aufweisen, bis zu Formen, bei denen der ganze Leib mit ihnen prall erfüllt ist und nur um den Kern eine schmale Zone ungranulierten Plasmas bestehen bleibt. Diese letzteren Formen sind namentlich im umgebenden Mesenchym vertreten. Erwägt man, daß im Mark ein beträchtlicher Zerfall von Zellen stattfindet, daß ferner in jungen Stadien, wo noch keine Zerfallserscheinungen in der Thymus vorliegen, die Anzahl der acidophilen Elemente minimal ist, so wird die Annahme nicht unwahrscheinlich, daß die acidophilen Zellen Phagocyten vorstellen, die sich hier mit Zerfallsmaterial beladen und als Granulocyten die Thymus verlassen. Sicher beweisbar ist diese Annahme an fixierten Präparaten nicht.

In einer Beziehung unterscheiden sich die sonst gut übereinstimmenden Verhältnisse in der Säugerthymus von meinen Befunden ganz wesentlich. Maximow unterscheidet in der Entwicklung der Thymus zwei Phasen, die bei den meisten der von ihm untersuchten Tiere zeitlich scharf gesondert sind. „Während der ersten Periode hat man, wie wir oben gesehen haben, in der Thymus selbst zuerst nur wenige und immer nur große Lymphocyten oder lymphocytoide Wanderzellen, während sich im Mesenchym der Prozeß der Neubildung von Wanderzellen in der klarsten Weise abspielt; man sieht also im Mesenchym die Entstehung der Lymphocyten aus fixen Zellen und außerdem sind überall auch unzweifelhafte Einwanderungsbilder direkt zu demonstrieren. Während der zweiten Periode ist das Rindengewebe der Thymus überschwemmt mit reifen, zum größten Teil ganz typischen kleinen Lymphocyten; das umgebende Bindegewebe ist hingegen, wenn auch nicht absolut, so doch jedenfalls relativ an Wanderzellen viel ärmer geworden. An vielen Stellen sieht man aber, wie die kleinen Lymphocyten, die die Rinde erfüllen und zweifellos auch in gewissem Grade amöboid sind, durch Auflockerung der peripheren Retikulumschicht scharenweise in die Bindegewebssepten hineingeraten. Sie bilden hier, vornehmlich den Blutgefäßen entlang, ganz dichte Straßen und Haufen und werden von hier durch den Lymphstrom entfernt.“

Nach Maximow findet also in späteren Stadien im Gegensatz zu den früheren eine Auswanderung der ursprünglich von außen in die Thymus gelangten Elemente statt. Eine derartige Unterscheidung von zwei grundverschiedenen Entwickelungsstufen kann ich an meinem Objekt nicht aufrecht erhalten. Wie bereits erwähnt, herrschen in frühen Stadien in der Umgebung des Organs die großen Formen der Lymphocyten vor, während später die kleinen Ueberhand gewinnen; eine ausschließliche Beteiligung dieser oder jener Form ist aber nirgends vorhanden. Ich halte beide Formen für Modifikationen derselben Zellart und sehe in ihnen lediglich einwandernde Elemente. Wohl besteht die Rinde aus Zellen, die mit den Lymphocyten eng verwandt sind. Diese Zellen sind es aber nicht, die wir im Mesenchym um die Thymus gelagert vorfinden. Denn durch die hellere Tinktion ihrer Kerne, die blassen unregelmäßigen Plasmaleiber, endlich durch die Form ihrer Mitosen sind sie von den Lymphocyten in den späteren Stadien wohl unterschieden. Man könnte allenfalls von einer Umwandlung dieser Zellen in lymphocytenartige und einer darauf-

folgenden Auswanderung reden; wir haben ja gesehen, daß in den peripheren Partien der Rinde reichlich Uebergangsformen zwischen Lymphocyten- und Thymuszellen vorhanden sind. Für diese Annahme fehlt mir aber jede Veranlassung. Die Verhältnisse bei älteren Larven sind allerdings keineswegs so klar, wie in früheren Stadien. Erstens bilden sich in der Umgebung der Thymus Leukocyten nicht mehr aus Mesenchymzellen, indem dieser Vorgang überhaupt im Körpermesenchym aufgehört hat. Zweitens sind die Mitosen in der Thymus selbst jetzt so zahlreich, daß man in der Tat an eine Produktion von Wanderzellen denken könnte, namentlich wenn man die Unterschiede der außenliegenden Lymphocyten und der Thymuszellen nicht berücksichtigt. Haufen von Thymuszellen, den Blutgefäßen entlang, wie sie MAXIMOW beschreibt, habe ich hier nicht gesehen [1]). Die die Scheiden der Gefäße infiltrierenden Zellen bestehen aus basophilen Lymphocyten, untermengt mit acidophilen Formen.

Soweit ich sehen kann, bietet die Sachlage bei älteren Tieren eine kontinuierliche Entfaltung der in jungen Stadien obwaltenden Verhältnisse. Die Thymus entsteht in der Hauptsache durch Einwanderung von Lymphocyten in eine epitheliale Anlage und eine daran geknüpfte intensive Vermehrung der eingewanderten Elemente. Diese erleiden in der Thymus bestimmte Veränderungen. Eine Produktion von Leukocyten findet in der Thymus allem Anschein nach normalerweise nicht statt.

Der mesenteriale Leukocytenherd.

In der Entwickelung dieses Gewebes lassen sich drei Stadien unterscheiden: 1) der indifferente Zustand; 2) das Stadium der lymphoiden Umwandlung; 3) der reife Zustand.

---

1) Bei einer früheren Untersuchung an Säugetiermaterial kamen mir Bilder einer massenweisen Infiltration des peripheren Bindegewebes mit Thymuszellen häufig vor. Ich erklärte sie damals durch postmortale Erscheinungen, bedingt durch zu späte Fixierung der Embryonen. Daß unter gewissen krankhaften Verhältnissen eine Anschwemmung der Rundzellen aus der Thymus stattfinden kann, stelle ich nicht in Abrede. Bei den Säugern sind solche Vorgänge von HAMMAR u. a. einwandsfrei festgestellt worden. Ob aber eine Auswanderung von Zellen aus dem vollentwickelten Organ eines gesunden Organismus stattfinden kann, ist nicht bewiesen worden. Bei meinen Larven habe ich derartiges nicht gesehen.

ad 1) Bei Larven von 7—9 mm Gesamtlänge gewinnt mit der Ausbildung der ersten Darmwindungen auch das Mesenterium an Ausdehnung. Es besteht in der Hauptsache aus verzweigten Dotterzellen, die einerseits an die Gefäßwand, andererseits an das mesodermale Epithel grenzen. Eine scharfe Scheidung ist nicht vorhanden. Das Peritonealepithel wird gebildet von einer unregelmäßigen Reihe meist abgeplatteter Dotterzellen, die mit dem Mesenchym durch Fortsätze in Zusammenhang stehen. Das Endothel ist nur zum Teil typisch abgeplattet. Die Aorta hat in diesem Stadium bereits eine geschlossene Wandung, ihre Aeste aber stellen zum Teil einfach Spalten in Mesenchym des Mesenterium dar. Das Mesenchym ist erfüllt von runden dotterhaltigen freien Zellen — den primitiven Wanderzellen — die auch sonst in Körpergeweben, wenn auch in geringerer Zahl, vorhanden sind. Sie entstammen den indifferenten Keimblättern, wie ich früher gezeigt habe, und zwar hauptsächlich dem Mesoderm. Zum Teil sind es Zellen, die durch die Maschen der Gefäßwandung durchgetreten und hier liegen geblieben sind. Andererseits können sie, wenn auch in geringerem Maße, einzeln aus dem Mesoblast ausgewandert und mit dem Strom der Körperflüssigkeit in das Mesenchymnetz gelangt sein. Eine eigene Bewegungsfähigkeit besitzen sie wahrscheinlich nicht.

Die extravaskulären Zellen sind an der Bildung des mesenterialen Mesenchymnetzes beteiligt. Der Vorgang als solcher ist bereits oft beschrieben worden. In allen Uebergängen kann man verfolgen, wie die runden dunkelkernigen Dotterzellen allmählich ihre scharf umschriebene Gestalt einbüßen und durch Fortsätze mit den umliegenden Mesenchymzellen in Verbindung treten. Der Kern wird dabei größer und heller. Es geht hier nicht der umgekehrte Prozeß einer Abrundung von Mesenchymzellen vor sich, denn trotz der in frühen Stadien schwachen Zellvermehrung wird schon bei wenig älteren Tieren eine ganz beträchtliche Dichtezunahme des Mesenchymnetzes bemerkbar.

Das uniforme Aussehen aller freien Körperelemente in frühen Stadien erlaubt nicht, die Natur dieser neu zugekommenen Elemente des mesenchymatösen Netzes mit aller Sicherheit festzustellen. Wie eben erwähnt kommen in Betracht: 1) primitive Blutkörperchen und 2) aus dem Mesoblast gewanderte Elemente. Eine Unterscheidung existiert insofern, als die ersten Blutkörperchen hauptsächlich in einer ziemlich scharf begrenzten mesodermalen Blutinsel gebildet werden. Indem die peripheren Zellen der Blutinsel zu Endothelien werden, liegen die primitiven Blutkörperchen

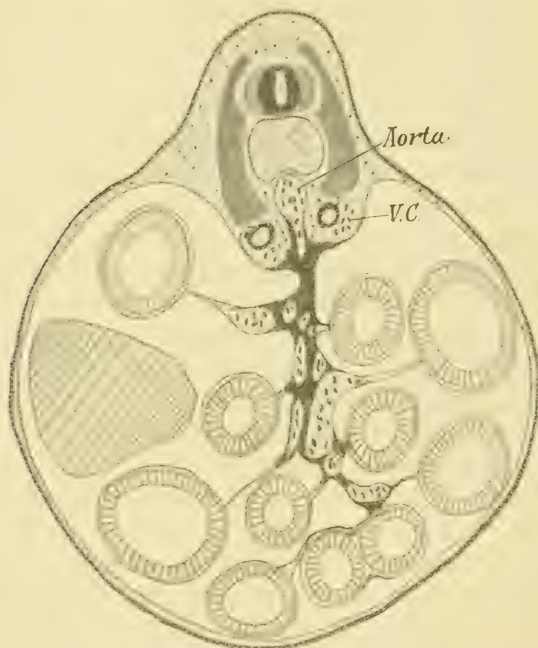
von vornherein intravaskulär. Die anderen Elemente, in ihrem Aussehen von den primitiven Blutkörperchen nicht scharf unterschieden, werden von den nicht zur Bildung der Blutinsel verwandten Teilen des Mesoblasts — den Seitenplatten — einzeln ausgeschieden. Sie gelangen direkt ins Mesenchym, liegen also extravaskulär. Nach MARCINOWSKI werden sie sämtlich zu fixen Mesenchymzellen (Gefäßwandzellen). Da die Entstehungsweise beider Zellarten, nämlich der primitiven Blutkörperchen und der zuletzt erwähnten primitiven Wanderzellen nicht grundsätzlich voneinander verschieden ist, so liegt nichts Unwahrscheinliches in der Annahme, daß auch Blutkörperchen zu fixen Mesenchymzellen werden können. Es ergeben sich dann drei Differenzierungsrichtungen der primitiven Blutkörperchen: zu farbigen und farblosen Blutzellen und zu fixen Mesenchymelementen. Wir werden sehen, daß die Festsetzung der freien Zellen eine vorübergehende ist, wenigstens für einen Teil derselben.

Auf diese Weise bildet sich um die Verzweigungen der Art. mesenterica ein dichter Mesenchymmantel. Dorsalwärts an der Ursprungsstelle der Arterie ist er am dichtesten und behält hier längere Zeit seine primitive Beschaffenheit (Fig. 25, Taf. 14). Hier entsteht die Milzknospe, deren Bildung im nächsten Abschnitt näher beschrieben wird.

Bei Larven von 10 mm Gesamtlänge mit eben merklicher Schwanzabsetzung hat das Mesenchym die Gestalt eines außerordentlich engmaschigen Netzes. Distinkte Zelleiber lassen sich meist nicht mehr unterscheiden. Die Kerne und die Dotterschollen liegen wie in einem Filzwerk von blaß färbbaren Plasmafäden. Am dichtesten ist dieses Filzwerk dort, wo sich die Mesenterien der verschiedenen Darmabschnitte um den Stamm der Art. mesenterica zu einem Knoten vereinigen. Dorsalwärts wird das Netz weitmaschiger. Es reicht bis an die untere Fläche der Sklerotome, berührt die mediale Fläche der Vornierengänge und geht kontinuierlich in das gewöhnliche Mesenchym der Körperwand über. Dieses unterscheidet sich namentlich durch die viel größere Maschenreihe, gröbere Plasmabalken und unregelmäßige Gestaltung. Die Zellgröße kann wechseln.

Infolge des Darmwachstums wird das Mesenterium allmählich ausgezogen. So erklärt es sich, daß es seine bedeutendste Stärke am Ursprung und nach dem Mittelpunkt der Darmspirale zu bewahrt, wo die großen Gefäßzweige verlaufen. Weiter peripher sind die Mesenteriallamellen verfeinert (vgl. Textfig. 2)

ad 2) Der Dottergehalt schwindet allmählich. Eine Einwanderung von Dotterzellen findet nicht mehr statt, da die Gefäßwände kein Durchtreten von Blutzellen mehr gestatten. Unter den Zellen des verdichteten Mesenchyms wird eine starke Eigenvermehrung bemerkbar. In den großen Zellhaufen treten Züge von länglichen Kernen auf, die geradeaus in der Richtung der einzelnen Mesenteriumabschnitte verlaufen. Das feinfaserige Grundgewebe ordnet sich um diese Kerne in der Längsrichtung an. Auch nach der Peripherie zu sieht man dort, wo der Schnitt senkrecht geführt



Textfig. 2. Mesenterialer Leukocytenherd im Stadium der lymphoiden Umwandlung. *V.C.* Venae cardinales; anliegend die Vornierengänge. Mesenterium von Gefäßen durchsetzt. Schraffiert Pankreas.

ist, eine Reihe von Plattenzellen, die einen zusammenhängenden Epithelbelag bilden. Das Plasma der Zellen hebt sich als dunkler Streif von dem nach einwärts gelegenen undifferenzierten Gewebe.

Die Gefäße verzweigen sich stark. Feine Sprosse dringen in die Masse der Mesenchymzellen ein und schieben sie auseinander. Die angrenzenden Elemente platten sich ab und werden zu Endothelien. Man sieht, wie allmählich aus dem Gewirr der Plasmafäden durch Zusammenfließen stärkere Streifen auftauchen, die

das neue Gefäß umgrenzen (Fig. 20, Taf. 14). Doch können die Kerne der Endothelien ihre ursprünglich rundliche Form auch längere Zeit beibehalten.

In den zwischen den Gefäßen liegenden Massen differenzieren sich die Zellen in zwei Richtungen. Ein Teil, durch meist längliche Kerne gekennzeichnet, wird zu Sternzellen. Starke Plasmabalken durchziehen das Gewebe. Sie bilden ein Netz, in dessen Knotenpunkten die dunklen Kerne liegen. Das Netz, das somit sekundär aus dem primitiven mesenchymatösen Maschenwerk entstanden ist, steht einerseits mit den Endotheizellen, andererseits mit dem Peritonealepithel in Verbindung.

Alle übrigen Zellen verwandeln sich durch Verdichtung des Filzwerks der Plasmafortsätze und Abrundung in Leukocyten. Es sind typische Lymphocyten mit schwach basophilem, wabigem Plasma und großem, zuweilen eingekerbtem Kern. Die Kerne enthalten einen deutlichen Nucleolus. Die Zellen sind amöboid. Man sieht sie häufig, zuweilen in Gruppen der Außenseite des Peritonealepithels aufliegen, auch frei in der Bauchhöhle flottieren.

Die Umwandlung geht nicht bei allen Zellen gleichzeitig vor sich. Zuerst beginnt die Leukocytenbildung im verdichteten Mesenchym an den Vornierengängen. Das hier befindliche Mesenchym macht das oben beschriebene Stadium des filzartigen Gewebes nicht durch, wenn auch seine Maschen ganz bedeutend enger bleiben als im Körpermesenchym. Ziemlich gleichzeitig mit dem Auftreten von Uebergangsformen im fließenden Blut treten hier zahlreiche Bilder der Abrundung und Ablösung von Mesenchymzellen auf. Die neugebildeten Wanderzellen haben das Aussehen von Lymphocyten, wie es früher beschrieben wurde. Hier, wie ganz analog im verdichteten Gewebe um die Thymus, sieht man zahlreichere Bilder dieser Art als im gewöhnlichen Körpermesenchym. Von dem eigentlichen mesenterialen Herd ist dieser Bezirk durch das dotterhaltige Gewebe um die Wurzel der A. mesenterica getrennt.

Wenn bereits die ersten deutlichen Leukocyten im Körpermesenchym aufgetreten sind, beginnt die lymphoide Umwandlung des eigentlichen mesenterialen Herdes. Am spätesten differenziert sich das dotterhaltige Gewebe um die Wurzel des A. mesenterica (vgl. Entstehung der Milz).

Bei den Dipnoern (Lepidosiren) fand Bryce ebenfalls eine starke Leukocytenproduktion um den Vornierengang. Das Mesenchym um den Vornierengang und die Kanälchen der Urniere bezeichnet

er sogar als den alleinigen Ort, wo die Leukocyten des Körpers gebildet werden.

Aus dem Mesenchym um die Vornierengänge gelangen die Wanderzellen in die Vorniere, wo sie sich stark vermehren.

Bei Larven von 6 mm Mund-After-Länge sind im Vornierenmesenchym zwischen den Kanälchen schon sehr zahlreiche Zellen vorhanden. Außer den verschiedenartigen basophilen Lymphocyten findet man acidophile Formen und Granulocyten (vgl. Fig. 12, Taf. 14). Die verschiedenen Kernformen und die Abstufungen in der Funktion des Plasmaleibes lassen sich hier sehr schön studieren.

Wahrscheinlich übt das Vorhandensein sezernierender Zellen einen anziehenden Einfluß auf die Wanderzellen aus. Die Verhältnisse sind denen in der Leber analog. Ein Unterschied besteht insofern, als in der Vorniere die Leukocyten im Mesenchym liegen, dagegen in der Leber im Lumen der Sinusoide. Bei der überaus spärlichen Mesenchymentfaltung in der Leber wird hier seine Stützfunktion von den vielfach ausgebuchteten und gewundenen Bluträumen übernommen. Die lebhafte Vermehrung der Wanderzellen läßt auch die Vorniere als ein im gewissen Sinne blutbildendes Organ erscheinen.

Stöhr hat nach Untersuchungen an Hyla speziell das Mesenchym der Vorniere als den Ort bezeichnet, wo die ersten Leukocyten auftreten, ohne übrigens eine genauere Angabe über ihre Entstehungsweise zu machen. Stöhr sagt: „Wo kommen die Leukocyten her? Es ist nicht anzunehmen, daß sie von außen her in die Vorniere importiert worden sind, denn ich finde im ganzen Larvenkörper keine Stelle, wo Leukocyten in größeren oder kleineren Gruppen angehäuft waren; sie sind überhaupt im übrigen Körper nur ganz vereinzelt anzutreffen und liegen dann regelmäßig im lockeren Mesenchym, das die Räume zwischen der Epidermis und den verschiedenen Organen ausfüllt; es scheint vielmehr, als wenn umgekehrt die hier befindlichen Leukocyten aus der Vorniere dahin gelangt wären, denn man findet in der Nachbarschaft derselben immer verhältnismäßig mehr Leukocyten als in größerer Entfernung . . . Ich finde nirgends eine Andeutung dafür, daß die ersten Leukocyten an einer anderen Stelle als in der Vorniere entstehen."

Die Vorniere von Bufo zeigt während des ganzen Larvenlebens einen ziemlich gleichförmigen Bau. Die gewundenen Kanälchen bestehen aus einer Schicht großer kubischer Zellen mit acidophilem gekörnten Plasma und großem, bläschenförmigem Kern. In den Interstitien verlaufen, vielfach miteinander anastomosierend, weite Gefäße — Verzweigungen der V. cardinalis. Ihre Wandung ist von einer Reihe Epithelzellen gebildet. Zwischen Nierenkanälchen und Venen lagern Mesenchymstreifen. Sie stehen mit dem umgebenden Körpermesenchym in Zusammenhang, sind aber von

lockererem Bau als dieses. Durch eine verdichtete, häufig pigmentierte Mesenchymzone läßt sich die Vornierengegend ziemlich scharf abgrenzen. Ventral schließt sich das Organ direkt an das Cölomepithel. Von der Existenz besonderer Lymphspalten, wie sie Stöhr beschreibt, konnte ich mich nicht überzeugen, weder hier noch im Körpermesenchym. Naturgemäß ist das Mesenchym in allen Richtugen von Spalten durchsetzt, die den Lymphstrom frei durchlassen. Irgendwie besonders differenzierte Lymphbahnen fehlten.

Die Prüfung der einzelnen Organgewebe auf ihre hämatopoietische Funktion ergab ein negatives Resultat. In Uebereinstimmung mit Stöhr finde ich Leukocytenproduktion weder aus dem Epithel der Nierenkanälchen, noch aus dem Gefäßendothel. Ebensowenig entstehen freie Elemente aus dem Peritonealepithel. Beide in Fig. 10 und 11 Stöhrs abgebildete Zellen, deren epitheliale Abstammung Stöhr ja selbst zweifelhaft erscheint, halte ich für Leukocyten, die dem Epithel anliegen. Ruhende Formen sehen häufig nicht streng kugelig aus. Allerdings ist bei der Feinheit der plasmatischen Cölomwandung eine Abgrenzung von den anliegenden Wanderzellen oft sehr schwierig; es fehlen mir aber Uebergangsstadien, in denen abgerundete, eventuell sich senkrecht teilende Epithelzellen noch durch Fortsätze mit der Epithelmembran zusammenhingen. Da endlich bei der Spärlichkeit des vorhandenen undifferenzierten Mesenchyms eine irgend bedeutende Leukocytenbildung aus ihm nicht möglich ist, so bleibt eben nur der eine Ausweg übrig, daß die Leukocyten der Vorniere von auswärts eingewandert sind. Merkwürdigerweise macht Stöhr diesen Schluß nicht, obwohl er nach Prüfung der einzelnen Entstehungsmöglichkeiten stets zu negativem Ergebnisse kommt. Da der mesenteriale Leukocytenherd durch seine dorsale Partie mit dem Mesenchym der Vorniere in Berührung steht, so ist das nächste, eine Einwanderung von hier aus anzunehmen.

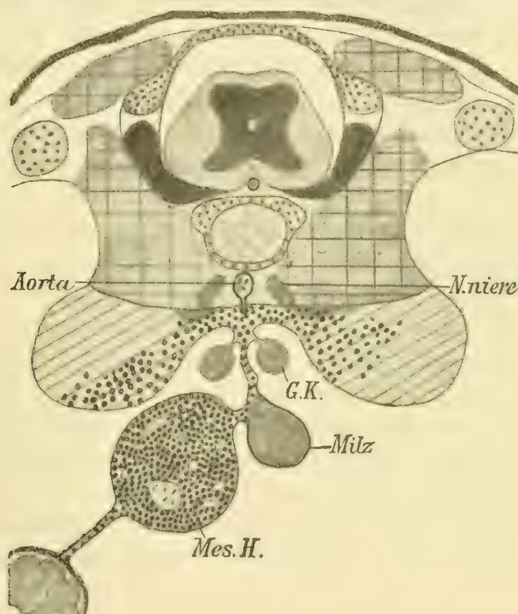
ad 3. Das Mesenterium hat nun folgenden Bau. Um die Gefäßlumina sind stets mindestens zwei Gewebsschichten vorhanden: das Endothel und das Peritonealepithel. Dazwischen liegt typisches adenoides Gewebe (Fig. 23, Taf. 14), wir wir es sonst im Larvenkörper vor der Metamorphose nirgends antreffen, abgesehen von der Milz. Am reichlichsten ist es um die großen Gefäßstämme entwickelt, nach der Peripherie zu nimmt es mit dem Gefäßkaliber ab. In den großen Haufen wird es von nutritiven Kapillaren durchsetzt. Um die kleineren Gefäße treten hauptsächlich die beiden geschlossenen Deckschichten deutlich hervor; dazwischen liegen einzelne Wanderzellen, die häufig amöboide Fortsätze aufweisen. Auf diesem Wege gelangen die weißen Blutkörperchen in die Darmwandung. Sie durchdringen die Muscularis und lagern dann zwischen den Mesenchymzellen, die in dem subepithelialen Raum ein weitmaschiges Netz bilden. Schon bei

jungen Tieren sind die Leukocyten hier in großer Zahl vorhanden, darunter viele Granulocyten. Der Grund dieser Ansammlung ist in der Nachbarschaft des Darmepithels zu suchen. Zum Teil sind die weißen Blutkörperchen Phagocyten. Im intensiv arbeitenden Darmepithel finden häufig partielle Zerfallsprozesse statt: bei der noch im Epithelienband stehenden Zelle verliert der Zelleib seine Färbbarkeit, wird schollig, der Kern zerfällt in einzelne scharf färbbare Brocken und schließlich werden die Reste ins unterliegende Gewebe ausgeschieden, wo sie von den Leukocyten aufgenommen werden. Nicht selten sieht man Wanderzellen mit acidophilen Granula im Epithel selbst eingelagert (Fig. 24, Taf. 14).

Durch die Regelmäßigkeit der Maschen, ihre dichtere Anordnung und verstärkte Färbbarkeit unterscheidet sich das Retikulum vom gewöhnlichen Bindegewebe. Die Zellen haben meist einfache runde oder ovale Kerne mit spärlichem Chromatinnetz. Der Zellleib ist blaß und meist schwach ausgebildet. Doch finden sich auch Formen, die durch ihre starke Färbung, zuweilen auch durch polymorphe Kerne den Leukocyten recht ähnlich sein können. Ich habe aber keine Bilder einer Ablösung dieser Zellen gesehen, ebensowenig als eine Produktion von freien Zellen aus dem anschließenden Cölomepithel beobachtet wurde. Bei starker Anhäufung der Lymphzellen schwindet vielfach eine Umgrenzung von Plattenzellen vollständig. Die äußerste Schicht des lymphoiden Haufens scheint dann aus großen runden Elementen zu bestehen, die nicht selten in Mitose stehen (Fig. 22, Taf. 14). Es liegt der Gedanke nahe, ein vom Cölomepithel stammendes Keimepithel anzunehmen, das durch fortwährende Aussendung von freien Zellen das lymphoide Gewebe bildet. Dem ist aber nicht so. Durch die zuweilen gewaltige Ansammlung von Leukocyten wird das Mesenterium stark ausgedehnt und die Zellen auf weite Strecken verteilt. Sie sind aber dennoch regelmäßig zu sehen. Es sind typische flachgedrückte Mesothelien, die nur selten Kernteilungsfiguren aufweisen. Die Plasmawandung ist auf Querschnitten stellenweise in Gestalt einer feinen dunklen Linie zu erkennen; bei der häufigen Schrägrichtung des Schnittes erscheint sie als ein schwer wahrnehmbarer Schleier. Andererseits können Leukocyten das Epithel durchdringen und an seiner Außenseite Anhäufungen bilden, wodurch das Auffinden der Epithelschicht natürlich außerordentlich erschwert wird.

Die Formen der Leukocyten sind hier dieselben wie im Vornierenmesenchym (vgl. Fig. 12, Taf. 14). Frühzeitig wird der Reichtum an acidophilen Formen bemerkbar. Basophile Lympho-

cyten sind in geringerer Zahl vorhanden. Dagegen lassen sich mit der Giemsafärbung, wie mit Eosin zahlreiche Granulocyten herausdifferenzieren. Nicht selten weisen Leukocyten amitotische Knospungserscheinungen auf, bei der eine kleinere Kernpartie mitsamt einem Teil des Zelleibes abgeschnürt wird (Fig. 21, Taf. 14). Das Vorhandensein von amitotischen Kernteilungen ist fraglich. Jedenfalls sind Bilder dieser Art neben regelrechten Mitosen in



Textfig. 3. *N.niere* Nebenniere, *G.K.* Geschlechtsknospen, *Mes.H.* mesenterialer Leukocytenherd. Von ihm aus wandern Zellen in die Niere (schraffiert). Nach oben zu: carriert Muskeln, punktiert Knorpel. Von der Milz ist die kaudale Partie getroffen, so daß sie im Verhältnis zum mesenterialen Leukocytenherd kleiner erscheint als in Wirklichkeit der Fall. Aber auch in den zentralen Partien ist ihr Durchmesser geringer als der des Herdes.

verschwindend kleiner Zahl vorhanden. Die Leukocyten vermehren sich ganz intensiv, eine Erscheinung, die in allen späteren Stadien zu verfolgen ist.

Der Umfang und die Gestalt des Herdes kann verschieden sein. Bei Tieren mit stark gefülltem Darm ist es zwischen den Darmschlingen zusammengedrückt und demgemäß in die Länge gezogen. Am konstantesten bleibt die Infiltration der Scheide der Art. mesenterica. Von hier aus dringen in späteren Stadien zahlreiche Leukocyten in das subchordale Gewebe und umlagern hier

namentlich die Vornieren. Die Ansammlung geht in eine im Vornierenmesenchym kontinuierlich über.

Im mesenterialen Leukocytenherd liegt zweifellos eine sehr wichtige Brutstelle der weißen Brutkörperchen vor. Ganz gewaltige Dimensionen erlangt der Herd bei älteren Larven, die bereits in Metamorphose stehen (Texfig. 3). Bei schwacher Vergrößerung fällt der rundliche Knoten auf, der in der kaudalen Partie der Leibeshöhle an einem kurzen Mesenterium aufgehängt ist. Er übersteigt die Milz an Umfang. Der Knoten ist durchzogen von starken Gefäßen, die durch ausstrahlende Mesenterien zu den Darmschlingen verlaufen. Dieses Gebilde besteht lediglich aus adenoidem Gewebe, das von größeren Gefäßen und nutritiven Kapillaren durchsetzt wird. Das adenoide Gewebe setzt sich zum Teil auch in die ausstrahlenden Mesenterien fort.

Der Leukocytenherd ist von seiner Umgebung scharf abgegrenzt. Peripher grenzt er an die Darmschlingen, dorsalwärts hängt er mit der Körperwand nur durch ein kurzes Mesenterium zusammen. Mit der Milz ist er durch Gefäße verbunden.

Im ganzen dokumentiert er sich als ein selbständiges Organ.

Dieses starke Anwachsen des Leukocytenherdes steht zu den Erscheinungen der Metamorphose in nächster Beziehung. In den umgebenden Organen wie Niere und Darm gehen umfassende Zerfalls- und Regenerationsprozesse vor sich. Diese Organe sind von zahllosen Leukocyten überschwemmt, die das zerfallende Gewebe auffressen. Eine nähere Schilderung dieser Vorgänge gehört nicht hierher.

Entstehung der Milz.

Die Milz tritt bei Bufo zuerst an Larven von 5 mm als ein Zellknötchen an der linken Seite der Scheide der Art. mesenterica nahe ihrer Austrittsstelle aus der Aorta deutlich in Erscheinung. Ueber den Mutterboden, aus dem sich die primäre Milzknospe entwickelt, sind die Meinungen noch geteilt. Maurer nimmt an, daß *Wanderzellen*, die von der Darmwandung ausgeschieden werden, dem Verlauf der Darmarterien folgend, zwischen die Mesenchymzellen der Scheide der Art. mesenterica („Vormilz“) gelangen, sich hier ansammeln und so die Milzanlage hervorbringen. Auch Choronschitzky nimmt eine Beteiligung des Darmepithels an der Bildung der Milz an, wenn auch in beschränktem Grade.

Choronschitzky und Pinto schreiben dem *Cölomepithel* der Milzgegend die Rolle eines Keimepithels zu. Durch fort-

währende Teilungen bildet es freie Zellen, die ins verdichtete Mesenchym der Milzanlage eindringen.

Dem Mesenchym der Arterienscheide wird allgemein eine Beteiligung am Aufkommen der Knospe zugeschrieben. RUFFINI will die Milzanlage von Rana ausschließlich aus diesem Mutterboden ableiten. Auch RADFORD und KRAATZ legen hierauf das Hauptgewicht. CHORONSCHITZKY und PINTO lassen Mesenchym und Cölomepithel sich in gleicher Weise am Aufbau der Knospe beteiligen.

Die verschiedenen Autoren gehen somit hauptsächlich in der Beurteilung des Beteiligungsmaßes der verschiedenen Gewebe auseinander. Auf die Herkunft des Mesenchyms der Arterienscheide wird meist nicht näher eingegangen. Es soll durch lokale Vermehrung seiner Elemente einen verdichteten Charakter gewinnen. Nur GÖTTE äußert sich in anderem Sinne: „die Milz erscheint im Mesenterium des Mitteldarms nahe der Wurzel der Art. mesenterica als ein flaches Häufchen indifferenter, rundlicher Zellen mit granulierten deutlichen Kernen, welche ich ebendeshalb, und weil alle umgebenden Zellen alsdann bereits differenziert erscheinen, für direkte Abkömmlinge der Dotterbildungszellen halte“. Unter letzter Bezeichnung versteht GÖTTE primitive Wanderzellen, die aus dem undifferenzierten inneren Keimblatt stammen.

Auf die Auffassung MAURERS komme ich noch zu sprechen.

Ich knüpfe in der Darstellung an das über den mesenterialen Leukocytenherd Gesagte an (1. Stadium).

Die primitiven Wanderzellen sammeln sich um die Ursprungsstelle der Art. mesenterica in großer Zahl an (Fig. 25, Taf. 13). Die eng aneinander liegenden Zellen bilden ein richtiges Dotterpolster um den Stamm der Arterie. Lateral grenzt es an das Cölomepithel, das ebenfalls ans dotterhaltigen Elementen besteht und wie in den tiefer gelegenen Partien des Mesenteriums nicht scharf von den nach innen zu liegenden Zellen zu scheiden ist. Das Gewebe hängt mit dem des Mesenteriums kontinuierlich zusammen, nur ist es an der Wurzel der Arterie dichter. In jungen Stadien ist die Arterie von einem allerseits gleich starken Dotterpolster umkleidet, schon bei Larven von 10 mm Gesamtlänge wird es aber an der linken Seite der Arterie bedeutend stärker.

Im Gegensatz zum mesenterialen Herd behalten die eingewanderten Zellen meist ihre rundliche Gestalt, obgleich auch hier an einzelnen Stellen ein filzartiges Retikulum zwischen den Zellen unterschieden werden kann. Bei der dichten Lagerung der Zellen

ist es nur bruchstückweise wahrnehmbar; distal von der Arterie wird es deutlicher, zugleich aber weitmaschiger (Fig. 26, Taf. 14).

Bei Larven von 5—6 mm Mund-After-Länge ist der embryonale Charakter der Zellen auf größeren Strecken nur noch in der dotterreichen Darmwandung sichtbar. Im Mesenterium ist bereits adenoides Gewebe ausgebildet. Dagegen ist das Zellpolster um die Ursprungsstelle der Art. mesenterica in seiner ursprünglichen Beschaffenheit unverändert geblieben. Durch den starken Dottergehalt sticht dieser Bezirk deutlich von dem angrenzenden Mesenterialherd ab.

Interessant ist das Verhalten des Cölomepithels. Im ganzen Körper hat es seine typische Struktur erreicht; im Querschnitt erscheint es als eine dünne, stark lichtbrechende Plasmaschicht mit länglichen schmalen Kernen. Im Flachschnitt gesehen, sind die Kerne rund, ihre Gestalt also scheibenförmig. Die großen Zellen sind fest miteinander verbunden.

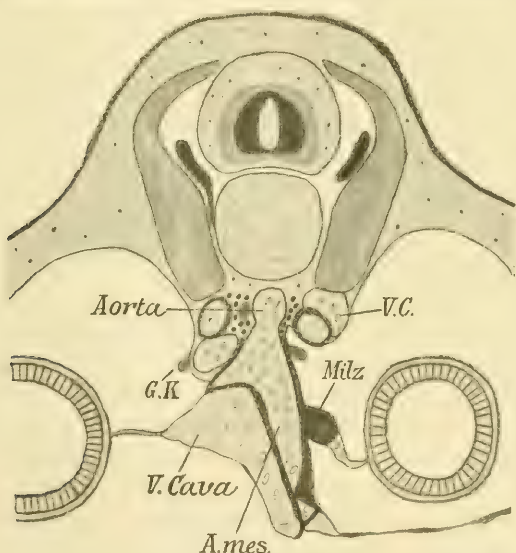
Anders im Dotterpolster. Seine Elemente sind von den Mesenchymzellen nicht zu unterscheiden. Nur an einzelnen Stellen bildet das Epithel eine einigermaßen regelmäßige Reihe von runden, locker gelegenen Zellen; meist dagegen fehlt dem Polster eine epitheliale Umkleidung. Diese unscharfe Abgrenzung des Epithels führt mich zur Annahme, daß das Cölomepithel an der Bildung des Polsters aktiven Anteil nimmt, indem die durch Teilung neugebildeten Zellen dem Polster einverleibt werden. Ebenso wie in der ersten Entwickelungszeit die nicht differenzierten Keimblätter an der Aussendung freier Zellen beteiligt sind, so können wir erwarten, daß in diesem primitiv gebliebenen Bezirk primitive Verhältnisse walten werden.

Diese Beteiligung wird aber einen mehr zufälligen Charakter haben. Es fehlt die Veranlassung, hier ein Keimepithel zu erblicken, denn weder in diesen noch in früheren Stadien war die Anzahl der peripheren Mitosen besonders groß; im Gegenteil häufiger traf ich sie im Innern des Polsters. Bezeichnend ist ein Vergleich mit den benachbarten Geschlechtsknospen, die durch ihren starken Dottergehalt in diesem Stadium mit dem Dotterpolster eine gewisse Aehnlichkeit haben. Sie sind zuweilen von ihm nicht scharf zu trennen, da das Gewebe dazwischen von denselben großen Rundzellen erfüllt ist. Die epitheliale Umkleidung der Geschlechtsknospen ist der des Polsters ganz analog; eine abgegrenzte Epithelreihe läßt sich nicht feststellen. Auffällig ist aber die große Zahl der peripheren Mitosen. Hier ist in der

Tat ein Keimepithel vorhanden, wie für sämtliche Tierklassen festgestellt ist.

Auch das Endothel der Art. mesenterica hat in der Gegend einen primitiveren Charakter als in anderen Gefäßen. Die Zellen sind mehr rundlich, von hellerem Plasma. Doch bilden sie stets eine wohlerkennbare Reihe. Von den großen Dotterzellen der Arterienscheide sind sie recht verschieden, so daß hier eine unmittelbare genetische Beziehung zweifelhaft erscheint.

Dem Verlauf der Arterie folgend, verläuft der Dotterwulst von der Aorta zunächst ventralwärts und beschreibt dann einen



Textfig. 4. *G.K.* Geschlechtsknospen, *V.C.* Vv. cardinales, *A.mes.* Art. mesenterica. Das Bild stammt von einem etwas späteren Stadium.

nach dem Schwanzende zu konvexen Bogen. An der Umbiegungsstelle bildet sich eine rundliche Knospe, die in die Leibeshöhle vorspringt (Textfig. 4). Durch ein Mesenterium steht sie mit dem benachbarten Enddarm in Verbindung. Diese Knospe ist die erste Anlage der Milz. Bei Larven von 8 mm Mund-After-Länge stellt die Milz bereits ein rundes Zellknötchen dar, das sich von der Arterienscheide abgeschnürt hat und in der Leibeshöhle zwischen Enddarm und Arterienscheide hängt. In den Verbindungsmesenterien verlaufen die Milzgefäße. Im Inneren ist ein deutliches adenoides Gewebe wahrnehmbar. Eine genauere Untersuchung desselben wurde nicht vorgenommen. Das die Milz umkleidende

Epithel hat um diese Zeit schon ganz den Charakter von Plattenzellen.

Die Knospe ist ein direktes Derivat des Dotterpolsters; beide gehen grenzenlos ineinander über und ihre Elemente sind anfangs völlig identisch. Der starke Dottergehalt dieser Elemente läßt eine etwaige Teilnahme von Wanderzellen aus anderen Körpergegenden an der Bildung der Milzknospe in diesem Stadium mit aller Entschiedenheit in Abrede stellen. Denn die freien Körperelemente haben bereits den Charakter von Blutzellen erreicht, der sich von dem der Milzzellen weitgehend unterscheidet.

Ventral von der Knospe ist dieser Unterschied besonders deutlich zu überblicken. Die Umkleidung des oberen Teiles der A. mesenterica stößt hier mit dem mesenterialen Leukocytenherd zusammen. Man sieht, wie die dotterhaltigen Elemente des Milzpolsters sich mit den dotterarmen des mesenterialen Herdes vermengen. Mit dem fortschreitenden Alter des Tieres rückt die Grenze immer höher, indem das Polstergewebe den Dottergehalt und an Ausdehnung einbüßt und in den mesenterialen Leukocytenherd mit einbezogen wird.

Zur Zeit, wo sich die erste Anlage der Milzknospe bemerklich macht, finde ich im Dotterpolster keine besonders verstärkte Zellenvermehrung. Da ferner das Aussehen der Zellen, speziell die Zahl und der Umfang der Dotterkörner, im ganzen Polster ziemlich derselbe bleibt, so nehme ich an, die Knospe bildet sich nicht durch eine lokale Vermehrung, sondern durch Zusammenrücken der Zellen. In späteren Stadien geht das Wachstum allerdings rasch vor sich. Wiederholt konnte ich in fast allen Schnitten einer Serie Mitosen konstatieren.

Zusammenfassend können wir sagen, daß die Milz vorwiegend aus einer Ansammlung von primitiven Wanderzellen in der arteriellen Scheide entsteht. Die Ansammlung vollzieht sich bereits in sehr frühen Stadien, wo sämtliche freie Zellen noch das Aussehen indifferenter, dotterbeladener Elemente besitzen.

Während die primitiven Wanderzellen im mesenterialen Herd sich zu Blutzellen und Bindegewebe differenzieren, bleiben sie in der Milzgegend bis in ein relativ spätes Stadium in ihrer primitiven Gestalt erhalten. Die primäre Milzanlage geht somit in der Hauptsache aus Mesenchym hervor. Das Cölomepithel scheint in frühen Stadien einen beschränkten Anteil an ihrer Bildung zu besitzen, da es keine geschlossene Reihe bildet und die Teilungs-

produkte seiner Zellen sich mit den mesenchymatischen Elementen vermengen können.

Diese Beteiligung, wie beschränkt sie auch sein mag, hat eine prinzipielle Bedeutung. Denn wir sehen, daß in den höheren Tierklassen das Cölomepithel eine immer größere Bedeutung bei der Milzbildung gewinnt. Bei Fischen und Amphibien nebensächlich, besorgt es bei Sauropsiden und noch mehr bei Säugetieren einen großen Teil der Milzanlage. Hier haben wir es in der Tat mit einem proliferativen Epithel zu tun.

Mit den in der Literatur vorhandenen Angaben läßt sich diese Schilderung wohl vereinen. Verschieden ist, wie erwähnt, der Umfang, in dem man Mesenchym und Epithel an der Bildung der Knospe teilnehmen läßt. Diese Differenzen sind aber nebensächlich und bei dem störenden Dotterreichtum des Muttergewebes nicht zu vermeiden. GOETTES Darstellung liegt der meinen am nächsten, wenn wir von der Frage vom Ursprung der Wanderzellen absehen. Scheinbar abseits steht die Ansicht MAURERS, der die Milzknospe aus einer Ansammlung von Wanderzellen, die dem Darmepithel entstammen, ableitet. In einem wichtigen Punkt stimmen wir aber überein: die Anlage der Milz wird auf ursprünglich eingewanderte Elemente zurückgeführt. Diese Einwanderung geschieht zu einer Zeit, wo die betreffenden Elemente noch völlig indifferent sind und sich sowohl zu Retikulum als freien Zellen umbilden können.

Zusammenfassung.

Die weißen Blutkörperchen entstehen auf drei verschiedenen Wegen:

a) durch Differenzierung aus den primitiven indifferenten Blutzellen, die außerdem Erythrocyten und vielleicht fixe Bindegewebselemente liefern,

b) durch Abrundung von Mesenchymzellen,

c) durch Ablösung von Endocardzellen.

Weiße und rote Blutkörperchen können bei der Larve nicht ineinander übergehen.

Myelocyten und Lymphocyten sind Modifikationen derselben lymphocytenartigen Stammzelle.

Die ausgebildete Leber hat im Verlauf des Larvenlebens keinen bedeutenden Anteil an der Blutbildung. Leukocyten entstehen bloß aus dem Mesenchym um den Gallengang. Nach der Metamorphose

nimmt die Hämatopoiese stark zu. Die Blutzellen, sowohl rote als weiße, bilden sich aus Mesenchym in Herden, die intraparenchymatös, hauptsächlich zwischen den großen Venen und Gallengängen eingelagert sind. Eine intravaskulare Hämatopoiese liegt nicht vor. Die Bluträume der Leber — Sinusoide — bieten den Leukocyten günstige Bedingungen für die Weitervermehrung und Entwickelung.

Die roten Blutkörperchen der Larve entsprechen phylogenetisch den in frühen Entwickelungsstadien der höheren Klassen funktionierenden farbigen Elementen.

Die Thymus entsteht durch Einwanderung von Lymphocyten in eine ursprünglich epitheliale Anlage und eine nachfolgende Vermehrung in derselben. Eine Produktion von weißen Blutkörperchen findet nicht statt.

Eine wichtige Brutstätte der Leukocyten ist der mesenteriale Leukocytenherd. Die weißen Blutkörperchen differenzieren sich aus ursprünglich eingewanderten indifferenten Mesenchymelementen. Der Leukocytenherd ist um die Verzweigungen der Darmgefäße lokalisiert und besteht aus einem Retikulum, in das die freien Zellen eingelagert sind. Zur Zeit der Metamorphose erreicht er seine höchste Ausbildung.

Eine Vermehrung der weißen Blutkörperchen findet im Mesenchym der Vorniere statt.

Die Milz entsteht aus einer Ansammlung von primitiven Wanderzellen in der Scheide der A. mesenterica, nahe ihrer Ursprungsstelle. Einen beschränkten Anteil an ihrer Entstehung hat das Cölomepithel.

Im Vornierenglomerulus wurden zahlreiche Elemente konstatiert, die mit Nervenzellen große Aehnlichkeit hatten.

Literatur.

1) Affanassiew, Weitere Untersuchungen über den Bau und die Entwickelungsgeschichte der Thymus und der Winterschlafdrüse der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIV, 1877.

2) Arnold, Ueber Teilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressive und regressive Metamorphose. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXX, 1887.

3) Beard, The origin and histogenesis of the Thymus in Raja batis. Zool. Jahrb., Bd. XVII, 1902.

4) Brachet, Recherches sur l'origine de l'appareil vasculaire sanguin chez les Amphibiens. Arch. de Biologie, T. XIX, 1903.

5) Bryce, A contribution to the origin of the embryonic Leucocytes. British med. Journal, Vol. II, 1904.

6) Choronschitzky, Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, 1. Abt., Bd. XIII, 1900.

7) Dantschakoff, Untersuchungen über die Entwicklung von Blut und Bindegewebe bei den Vögeln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXIII, 1908.

8) Fleming, Studien über die Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIV, 1880.

9) Fritsche, Die Entwickelung der Thymus bei Selachiern. Zool. Anz., Bd. XXXV, 1909, No. 3.

10) Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke, 1875.

11) Gulland, The developement of adenoid tissue with special references to the Tonsil and Thymus. Laboratory Reports iss. by the R. College of Physicians Edinbourgh, Vol. III, 1891.

12) Hammar, Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüse. Anat. Anz., Bd. XXVII, 1905.

13) Hammar, Ueber die Natur der kleinen Thymuszellen. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1907.

14) — Zur Kenntnis der Teleostierthymus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXIII, 1908.

15) — Ueber Gewicht, Involution und Persistenz der Thymus im Postfötalleben des Menschen. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., Suppl., 1906.

16) His, Beiträge zur Kenntnis der zum Lymphgewebe gehörigen Drüsen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. X u. XI, 1861/62.

17) Hochstetter, Entwicklung der Milz. Hertwigs Handbuch, Bd. III, 2. Teil.

18) Howell, The Life History of the formed elements of the blood, especially the red blood corpuscles. Journal of Morphology, Vol. IV, 1891.

19) Kölliker, Ueber die Blutkörperchen eines menschlichen Embryo etc. Henle und Pfeuffer, Zeitschr. f. rationelle Medizin, Bd. IV, 1846.

20) Kostanecki, Die embryonale Leber in ihrer Beziehung zur Blutbildung. Anat. Hefte, 1. Abt., Bd. I, 1892.

21) Kraatz, Die Entstehung der Milz. Diss. Marburg, 1897.

22) Löwit, Ueber Neubildung und Zerfall von Blutkörperchen. Sitzungsber. der K. K. Wiener Akad. d. Wiss., Math.-Nat. Klasse, Bd. XCII, 1885.

23) Marcinowski, Zur Entstehung der Gefäßendothelien und des Blutes bei Amphibien. Jen. Zeitschr., Bd. XLI, 1906.

24) Maurer, Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste bei Urodelen und Anuren. Morph. Jahrb., Bd. XIII, 1887.

25) — Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morph. Jahrb., Bd. II, 1885.

26) — Die Kiemenspalten und ihre Derivate. Hertwigs Handbuch, Jena 1906.

27) — Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XVI, 1890.

28) Maximow, Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. II. Ueber die Histogenese der Thymus bei Säugetieren.

29) — Ueber embryonale Blutbildung. Zentralblatt f. allg. Path., Bd. XX, No. 4.

30) — Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. I. Die frühesten Entwicklungsstadien der Blut- und Bindegewebszellen bis zum Anfang der Blutbildung in der Leber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXIII, 1909.

31) Mollier, Die Blutbildung in der embryonalen Leber des Menschen und der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXIV, 1909.

32) Mosso, Le sang des poissons dans l'état embryonnaire et l'absence des leucocytes. Arch. It. de Biologie, T. X, 1888.

33) Mietens, Zur Kenntnis des Thymusretikulums und seiner Beziehungen zu dem der Lymphdrüsen etc. Jenaische Zeitschr., Bd. 44, 1908.

34) — Die Entstehung des Blutes bei Bufo vulgaris. Jenaische Zeitschrift, Bd. 45, 1909.

35) Minot, On a hitherto unrecognized form of blood circulation without capillaries in the organs of Vertebrata. Proc. Boston Soc. of Nat.-Hist., Vol. XXIX, 1900, No. 10.

36) Mondino, La génèse et le développement du sang chez les vertébrés. Arch. It. de Biol., T. XII, 1889.

37) Nägeli, Beiträge zur Embryologie der blutbildenden Organe. Verh. d. Kongr. f. inn. Med., 23. Kongr., 61. Vortr.

38) Nussbaum und Prymak, Zur Entwicklungsgeschichte der lymphoiden Elemente der Thymus bei den Knochenfischen. Anat. Anz., Bd. XIX, 1901.

39) Pinto, Sullo sviluppo della milza. Arch. It. di Anatomia e Embriologia, 1904. Zit. nach Radford.

40) Prenant, Contributions à l'étude organique et histologique du thymus, de la glande thyroide et de la glande carotidienne. La Cellule, T. X, 1894.

41) Prymak, Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues und der Involution der Thymus bei den Teleostiern. Anat. Anz., Bd. XXI.

42) Radford, Developpement of the Spleen. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XLII, 3. Ser., Vol. III, Pt. 3.

43) Richter, Ueber myeloische Metaplasie etc. Berlin 1909.

44) Ruffini, Sullo sviluppo della milza nella Rana esc. Monit. Zool. Ital., Vol. X, 1899. Cit. nach Hochstetter.

45) Saxer, Ueber die Entwickelung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der roten und weißen Blutkörperchen. Anat. Hefte, 1. Abt., Bd. VI, 1896.

46) Schmidt, M., Ueber Blutzellenbildung in der Leber und der Milz unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Zieglers Beiträge, Bd. XI.

47) Schridde, Ueber Myeloblasten und Lymphoblasten. Verh. des Kongr. f. inn. Med., 23. Kongr., 11. Vortr.

48) — Ueber Regeneration des Blutes unter normalen und krankhaften Verhältnissen. Centralbl. f. allgem. Path. und path. Anat., Bd. XIX, 1908, No. 21.

49) Stöhr, Ueber die Natur der Thymuselemente. Anat. Hefte, 1. Abt., Bd. XXXI, 1906.

50) Stieda, Untersuchungen über die Entwicklung der Gl. thymus etc. Leipzig, 1871.

51) Van der Stricht, Nouvelles recherches sur la génèse des globules rouges et des globules blancs du sang. Arch. de Biol., T. XII, 1892.

52) Ziegler, Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Ber. der naturf. Ges. zu Freiburg, Bd. IV, 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 13.

Fig. 1. Differenzierungsprodukte der primitiven Blutkörperchen A, B, C, Vorstufen der roten Blutkörperchen D, E, F, G, H, Uebergänge zu ausgebildeten Lymphocyten I, K. Pikrinsäure-Sublimat (Bei C Picroformol) HBO. 10 mm Gesamtlänge.

Fig. 2. Mesenchym am Gangl. fac. Abrundung der Zellen, Picroformol HBO. 7 mm Mund-After-Länge.

Fig. 3. Mesenchym aus der Thymusumgebung. Dasselbe.

Fig. 4. Mesenchym der Cutis. Leukocyt mit fadenförmigen Pseudopodien. Picroformol HBO.

Fig. 5. Mesenchym der Cutis. Zelle mit massigen Fortsätzen. Rechts Ektoderm (*Ect*), Picroformol HBO.

Fig. 6. Pigmentdegeneration des Mesenchyms. Picroformol HBO.

Fig. 6 a. Erythrocyt in Pigmentdegeneration. Pikrinsäure-Sublimat, Giemsa.

Fig. 7. Mesenchymzelle in Mitose. Pikrinsäure-Sublimat, Giemsa. 10 mm Gesamtlänge.

Fig. 8. Endocard. Ablösung einer Zelle (*A*), daneben Lymphocyt. Pikrinsäure-Sublimat, Giemsa. 10 mm Gesamtlänge.

Fig. 8 a. Mesenchymgefäß mit gefalteter Wandung. Picroformol HBO. *Falt.* gefaltete Wandung.

Fig. 9. Endocard von der Fläche. *A* abrundende Zelle. Picroformol HBO.

Fig. 10. Herzwandung in Systole. Endocardzellen abgerundet. Picroformol HBO.

Fig. 11. Glomerulus. *A* Kugelzelle mit Fortsätzen.

Tafel 14.

Fig. 12. Leukocytenformen aus dem Mesenchym der Vorniere. Zenker, Giemsa. 8 mm Gesamtlänge.

Fig. 12 a. Spezifische Blutform der Leukocyten.

Fig. 13. Randzone der Leber. Sinusoide vorwiegend mit roten Blutkörperchen angefüllt. Zenker, Hämatoxylin-Orange. 7 mm Mund-After-Länge.

Fig. 14. Leberzellen und Endothel. Chromsäureformolessig, Hämatoxylin-Orange. 5 mm Mund-After-Länge.

Fig. 15. Leber. Intraparenchymatöser Herd. Pikrinsäure-Sublimat, Giemsa. Metamorphos. Kröte. 20 mm Mund-After-Länge.

Fig. 16. Thymus. Lymphocyten um das Organ, zum Teil in Einwanderung (*a*, *b*). Chromsäureformolessig.

Fig. 17. Thymus. Zwischen den hellen Epithelzellen dunkelkernige Elemente. Chromsäureformolessig.

Fig. 18. Thymus. Dasselbe. Zenker, Giemsa. 11 mm Mund-After-Länge.

Fig. 19. Mitosenformen A, B, C aus der Rinde, D aus dem Mark. Zenker, Giemsa.

Fig. 20. Mesenterium. Beginnende lymphoide Umwandlung. Picroformol HBO. 7 mm Mund-After-Länge.

Fig. 21. Knospung an einem Leukocyten. Mesenterialer Herd. Hämotoxylin-Eosin.

Fig. 22. Mesenterialer Herd. Teilung eines Leukocyten direkt an der Peripherie.

Fig. 23. Mesenterialer Herd. Adenoides Gewebe. Hämatoxylin-Eosin.

Fig. 24. Darm. Granulocyten, ins Epithel einwandernd. Bichromformalin, Hämatoxylin-Orange. 11 mm Mund-After-Länge.

Fig. 25. Wurzel der Art. mesenterica. Infiltration der Scheide mit Dotterzellen. Picroformol, Hämatoxylin-Orange. 9 mm Gesamtlänge.

Fig. 26. Scheide der Art. mesenterica. Mesenchymnetz. Pikrinsäure-Sublimat, Hämatoxylin-Orange. 6 mm Mund-After-Länge.

Ueber den Einfluss der Winterruhe auf den histologischen Bau einiger Landpulmonaten.

Von

Marie Krahelska, Mazurki (Lithauen).

Hierzu Kurventafel I—III, Tafel 15—17 und 1 Figur im Text.

Einleitung.

Ich begann mich mit der Schneckenhistologie zu beschäftigen zu dem Zwecke, an diesem Material die Veränderungen, welche im inneren Bau der wichtigsten Organe durch den Einfluß der langdauernden Winterruhe hervorgerufen werden, zu untersuchen. Daß unsere Schnecken Winterschlaf halten, ist seit langem bekannt. Barkow (1) gibt an, daß sämtliche europäischen Landschnecken zu den Winterschläfern gehören. Sogar unter den wasserbewohnenden Gastropoden sollen nach ihm Paludina vivipara und die Lymnaeen eine Ruheperiode durchmachen, wenn die Flüsse oder Teiche eingefroren sind. Die Dauer des Schlafes soll für verschiedene Arten ziemlich verschieden sein. So bemerkt Barkow, daß sich die nackten Schnecken bedeutend früher im Herbst verkriechen als die beschalten. Bei Individuen einer und derselben Art hängt wiederum die Länge der Ruheperiode von den klimatischen Verhältnissen der Gegend, in welcher die Tiere wohnen, ab. Yung (9) hat festgestellt, daß die Unterschiede schon für zwei ganz nahe, aber verschieden hoch gelegene Ortschaften beträchtlich sein können. In Genf, bei 330 m Höhe, fand das Verkriechen 3—6 Wochen später, das Erwachen 2—4 Wochen früher statt als in Souzier, welches in der Nähe von Genf, nur 250 m höher, gelegen ist.

Zahlreiche Beobachtungen, so vor allem diejenigen Barkows und die viel späteren Yungs beweisen, daß der Schlaf sehr tief, anders gesagt, die Herabsetzung des Stoffwechsels und damit die Resistenz der Schnecken während dieser Periode gegen alle Ungunst äußerer Verhältnisse — wenigstens bei Helix pomatia — sehr bedeutend sind. Barkow bemerkt, daß eine Temperatur von 30° R die im Winterschlaf versunkenen Schnecken nicht aus ihren

Gehäusen herauszulocken vermochte. YUNG unterwarf die ebenfalls schlafenden Helices pomatia der 4-stündigen Einwirkung einer künstlich unter — 100° C herabgesetzten Temperatur und sah die scheinbar fest eingefrorenen Tiere doch wieder ins Leben zurückkehren. Ebenso konnten sie eine Temperatursteigerung bis auf 50° C gut ertragen.

Daß wir trotzdem beim Winterschlaf nur mit einer gewissen Herabsetzung des Stoffwechsels, nicht aber mit einer Periode latenten Lebens im engeren Sinne zu tun haben, davon kann man sich leicht überzeugen, die Herztätigkeit einer schlafenden Schnecke beobachtend. Man kann einer gedeckelten Weinbergschnecke bequem ein Stück der Schale an der untersten Windung entfernen, ohne daß sich das Tier irgendwie gereizt zeigt, und durch die halb durchsichtige Mantelfalte die Herzschläge zählen. Es pulsiert nach meinen Beobachtungen das Herz gut gefütterter Weinbergschnecken im Sommer durchschnittlich 10—13-, bei schlafenden am 22. November beobachteten Tieren immer noch 5—6-, am 10. Januar 4mal pro Minute[1]). Die Intensität der Herztätigkeit wird demnach nur auf die Hälfte des Normalen herabgesetzt; bei den kleinen Helix arbustorum und Helix fruticum auch nicht dies einmal.

Die Tiere bleiben während der Ruheperiode auch regenerationsfähig. PARAVICINI (6) machte die Beobachtung, daß die Ausbesserung der durchbrochenen Schale, zwar bedeutend langsamer als im Sommer verlaufend, doch hier auch vollständig durchgeführt werden kann. Im allgemeinen darf hier also nicht von einem Stillstand der Lebensprozesse gesprochen werden. Da keine Nahrung während des Winters, wenigstens bei den Arten wo, wie bei Helix pomatia, kein Erwachen im Laufe der Ruheperiode stattfindet, eingenommen wird, muß sich die Funktionsfähigkeit auf Kosten der im Organismus vorzeitig aufgespeicherten Vorräte erhalten. Es wäre eben auf Grund histologischer Untersuchungen zu bestimmen, ob und welche Organe hier die Rolle der Nahrungs-

---

1) Ich habe das Verhalten der Schnecken in dieser Beziehung nicht näher beobachtet. Eingehende Untersuchungen, welche Herr Prof. A. LANG über die Herztätigkeit der Schnecken durchgeführt hat und deren Resultate er die Güte gehabt hat mir mitzuteilen, beweisen, daß auch während der Winterruhe die Intensität der Blutzirkulation erheblichen Schwankungen unterworfen ist, in unmittelbarer Abhängigkeit von den Temperaturschwankungen.

Es darf also in keinem Falle von einer dauernden Herabsetzung des Herzschlages auf das Minimum, wie sie etwa bei echten Winterschläfern unter den Säugern stattfindet, gesprochen werden.

speicher übernehmen, ob und an welchen Organen im Laufe des Winters Reduktionserscheinungen auftreten und ob sich endlich diese Reduktionen, dürften sie wahrnehmbar sein, mit denjenigen, welche durch akute Hungerinanition hervorgerufen werden, gleichsinnig gestalten.

Mit einer ererbten und „angewöhnten" Fähigkeit einer periodischen Herabsetzung des Stoffwechsels ist wahrscheinlich in Zusammenhang zu bringen die große Resistenz der Schnecken gegen zu beliebiger Zeit künstlich herbeigeführten Wasser- und Nahrungsmangel. Der Verlauf der Hungerinanition ist bei diesen Tieren noch nicht eingehender untersucht worden; es fehlt aber nicht an gelegentlich gemachten Beobachtungen, welche für eine außerordentlich lange Dauer der Karenz sprechen. TREITEL (8) gibt an, daß Helix hortensis 3—4½ Monate hungern kann. Von HARTWIG (3) wurden Versuche angestellt, um zu prüfen, wie lange Schnecken der Trockenheit Widerstand leisten. Helix undata starben dabei nach 3—4 Monaten, H. nemoralis nach 7½ Monaten, H. polymorpha vertrugen noch einen 7¾ Monate lang dauernden Wassermangel und H. lactea (Teneriffa) kehrte noch nach 16 Monaten ins Leben zurück.

Eine interessante Beobachtung über die Resistenz dieser Tiere sowohl gegen den Nahrungs- als den O_2-Mangel wurde zufälligerweise von LACAZE DUTHIERS gemacht. In seiner Arbeit über den Geschlechtsapparat von Ancylus fluviatilis erzählt dieser Forscher, daß er 2 Exemplare davon in ein Gefäß gebracht hat, welches mit an Kalksalzen reichem und jeglicher organischen Teile, die als Nahrung dienen könnten, entbehrendem Wasser gefüllt war. Die Tiere sind in diesem Gefäß vergessen stehen geblieben. Nach 10 Monaten entdeckte LACAZE das Gefäß und fand zu seiner Ueberraschung, daß die Tiere noch am Leben waren: in reines Wasser gebracht und gefüttert lebten sie glücklich weiter. Neuerdings wird von SABRAZÈS (7) mitgeteilt, daß die von ihm beobachteten Helixarten mehrere Monate — die Zeit ist nicht bestimmter angegeben — hungern können und einen bis über 50 Proz. des Ausgangsgewichts betragenden Gewichtsverlust noch gut ertragen.

Im allgemeinen sprechen diese Beobachtungen dafür, daß hier der Hungertod erst nach einer sehr langdauernden Inanitionsperiode eintritt, somit war zu erwarten, daß hier der Inanitionsverlauf in allen seinen sukzessiven Stadien zu beobachten wird. Mir galt es beim Beginn meiner Arbeit vor allem, den Unterschied zu bestimmen, welcher im Verlauf der histologischen Reduktionen bei einer akuten Hungerinanition einer- und während der Winter-

ruhe andererseits vorauszusehen war. Diesbezügliche, an winterschlafenden Säugern gemachte Beobachtungen beweisen, daß die Wirkung der Ruheperiode in ganz anderer Weise den Organismus angreift als diejenige der Karenz. So büßt z. B. das Fett der winterschlafenden Murmeltiere verhältnismäßig mehr von seiner Masse ein, als bei den hungernden Tieren, die Körpermuskeln verhalten sich gerade umgekehrt. Die hungernde Taube büßt auch durchschnittlich 40mal so viel Muskelmasse und nur 11mal so viel Fett als das winterschlafende Murmeltier täglich ein (Merzbacher).

Diese Unterschiede zwischen Winterruhe und Karenz müssen sich auch in histologischen Reduktionen abspiegeln. Um sie herauszubekommen, habe ich mir vorgenommen, den Verlauf der histologischen Reduktionen möglichst aller Organe — mit Ausnahme des ganzen Nervensystems, welches, wie bekannt, von den inanitiellen Veränderungen am längsten verschont bleibt — zu untersuchen. Aus oben besprochenen Gründen wählte ich mir die Schnecken als Untersuchungsmaterial.

Eine derartige Arbeit muß die ganz genaue Kenntnis der normalen Histologie des betreffenden Organismus voraussetzen. Wenn man sich aber mit der Schneckenhistologie bekannt machen will, erkennt man bald, daß hier überhaupt nur sehr Weniges eingehende und den modernen Forderungen der Histologie entsprechende Bearbeitung gefunden hat. Man darf wohl sagen, daß nur die Leber, welche neuerdings von Enriques für alle Gastropoden, und die Speicheldrüsen, die von Pacaut und Vigier bei Helix pomatia untersucht wurden, histologisch hinreichend bekannt sind.

Für meine Arbeit waren diese Lücken in der Schneckenhistologie recht störend, da ich nun beinahe bei jedem Schritte mit der Untersuchung der normalen histologischen Verhältnisse an eigenen Präparaten beginnen mußte. Dadurch wuchs die Aufgabe, welche ich mir gestellt habe, zu einer bedenklichen Größe heran.

Bevor ich nun damit zu Ende komme, möchte ich einiges über die histologischen Vorgänge mitteilen, welche sich innerhalb dieser Organe, die mir am tiefsten von dem Einfluß der Winterruhe wie der Karenz ergriffen zu werden scheinen, nämlich in der Niere, der Leber und der Eiweißdrüse abspielen. Dem histologischen Teil schicke ich voraus eine Zusammenstellung einiger Gewichtsbestimmungen, die sowohl für schlafende als für hungernde Schnecken durchgeführt wurden und vielleicht auch etwas über

den Unterschied im Reduktionsverlaufe in beiden Fällen aussagen können[1]).

Der Gewichtsverlust beim Winterschlaf wurde im Laufe des Winters 1907/08 für einige Schneckenarten untersucht, und zwar für Helix pomatia, H. arbustorum, H. fruticum und die dem Mittelmeergebiet gehörende Gattung Leucochroa candidissima. Die Individuen der beiden Laubwaldarten Helix arbustorum und fruticum habe ich in den letzten Oktobertagen noch im Freien herumkriechend gesammelt. Sie wurden in ein geräumiges, feuchtes Glasgefäß gebracht und mit welken Laubblättern, die sie sonst gern genießen, versehen. Nach einigen Tagen verkrochen sich sämtliche Schnecken (ich habe von jeder Art 10 Individuen genommen) in ihre Gehäuse. Am 6. November fand ich bei den meisten die zarten membranösen Deckel, mit welchen sie für den Winter ihre Schalenöffnungen unweit der Schalenmündung schließen, schon gebildet. Die erste Wägung fand an demselben Tag nachmittags statt. Sie fällt hier also ziemlich genau mit dem Eintritt des Winterschlafes zusammen. Für Helix pomatia und Leucochroa candidissima kann ich leider nicht das Gleiche behaupten. Die Weinbergschnecken wurden mir von einem Gärtner am 4. November schon zugedeckelt geliefert und erst am 6. gewogen — die Gewichtsbestimmung fand also wenigstens eine Woche nach dem Beginn der Winterruhe statt. Meine Leucochroa endlich habe ich in demselben Herbst, gegen Ende Oktober, in der felsigen Gegend des Cap Creuz in Katalonien gesammelt. Die Tiere waren in ihre Gehäuse verkrochen und in diesem Zustand, ohne einen membranösen Deckel zu bilden, verharrten sie den ganzen Winter. Am Ende März, als die meisten Helix pomatia ihre Deckel seit

1) Ich möchte hier ausdrücklich betonen, daß dieser Teil meiner Arbeit den Charakter einer vorläufigen Mitteilung tragen muß. Meine Gewichtsbestimmungen, schon an Zahl ungenügend, um als Material für eine Darstellung der Gewichtsreduktion zu dienen, waren auch nicht zu diesem Zwecke unternommen. Sie sollten mir nur ermöglichen, in jedem untersuchten Falle zu bestimmen, ob die histologische Reduktion einzelner Organe mit der Abnahme der gesamten Körpergröße (die sich ja für die Gehäuseschnecken nur an der Hand der Gewichtsbestimmungen bestimmen läßt) annähernd parallel verläuft.

Bei der Zusammenstellung fielen mir die Unterschiede auf, welche der Verlauf der Gewichtsreduktion bei verschiedenen Schneckenarten zeigt. Da mir die Sache von lebhaftem Interesse schien, suchte ich nach einer nächstliegenden Erklärung. Dieselbe kann allerdings nur vermutungsweise ausgedrückt werden.

langem abgeworfen haben, brachte ich die immer noch schlafenden Kataloniern in eine Zimmertemperatur von 18° R und in ein feuchtes Glasgefäß mit frischen Blättern. Die Tiere sind ausgekrochen, nahmen aber keine Nahrung zu sich und starben bald. Da mir keine Beobachtungen über die normalen Lebensverhältnisse dieser Tiere bekannt sind, kann ich natürlich nicht bestimmt sagen, daß die Ruheperiode, welche sie hier durchgemacht haben, tatsächlich dem Winterschlaf entspricht — die ungewöhnlich geringe Gewichtsabnahme macht es unwahrscheinlich, daß es sich nur um einen Hungerschlaf handeln sollte.

Während der Winterruhe waren alle Schnecken in gleiche Bedingungen gebracht, nämlich in Holzkisten in einem trockenen Keller aufbewahrt, in welchem die Temperatur wenig über 0° R stand. Jeden achten Tag wurden sie gewogen; die erste Wägung fand am 6. November statt, die weiteren in 7-tägigen Zeiträumen aufeinanderfolgenden Gewichtsbestimmungen sind in den Tabellen stets mit Ordnungsnummern bezeichnet. Das Gewicht ist überall in Gramm angegeben, es wurde mit einer Genauigkeit bis 0.001 g bestimmt. Bei der Zusammenstellung der für Helix pomatia erhaltenen Gewichtsbestimmungen habe ich das Material in 2 Gruppen eingeteilt, von welchen die erstere größere (20—25 g) wahrscheinlich ältere, die zweite kleinere, jüngere Individuen (15—20 g) umfaßt (Tabelle IV und V).

Tabelle I.

Leucochroa candidissima.

Laufende No. der Gewichtsbestimmung	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durchschnittlich
1.	2.135	1.315	1.652	1.193	2.029	1.665
2.	2.125	1.295	1.635	1.184	2.000	1.647
3.	2.115	1.275	1.620	1.156	1.980	1.629
4.	2.105	1.272	1.618	1.148	1.978	1.624
5.	2.095	1.270	1.612	1.132	1.987	1.619
6.	2.088	1.270	1.592	1.112	1.980	1.608
7.	2.080	1.265	1.595	1.110	1.970	1.604
8.	2.080	1.267	1.595	1.110	1.970	1.604
9.	2.075	1.260	1.595	1.107	1.965	1.600
10.	2.060	1.255	1.582	1.098	1.955	1.590
11.	2.055	1.240	1.575	1.090	1.946	1.581
12.	2.035	1.240	1.575	1.085	1.946	1.572

Laufende No. der Gewichtsbestimmung	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durchschnittlich
13.	2.305	1.238	1.570	1.075	1.940	1.571
14.	2.030	1.230	1.560	1.070	1.930	1.564
15.	2.040	1.230	1.565	1.065	1.935	1.567
Gewichtsverlust in 15 Wochen absol.	0.095 g	0.085 g	0.087 g	0.128 g	0.094 g	0.098 g
Derselbe in Proz.	4.44	6.46	5.26	10.76	4.63	5.88

Tabelle II.

Helix (Fruticicola) Fruticum (Kurve 2, Taf. II).

Laufende No. der Gewichtsbestimmung	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	durchschnittlich
1.	2.055	2.048	1.333	2.400	1.959
2.	1.925	1.948	1.290	2.142	1.824
3.	1.852	1.868	1.242	2.005	1.741
4.	1.767	1.860	1.202	1.892	1.680
5.	1.680	1.855	1.155	1.772	1.615
6.	1.615	1.795	1.082	1.660	1.538
7.	1.610	1.785	1.070	1.620	1.521
8.	1.595	1.795	1.070	1.600	1.515
9.	1.552	1.748	1.060	1.555	1.478
10.	1.537	1.730	1.050	1.535	1.463
11.	1.525	1.722	1.040	1.520	1.451
12.	1.480	1.700	1.015	1.450	1.411
13.	1.465	1.645	1.020	1.425	1.388
14.	1.435	1.600	1.000	1.405	1.360
15.	1.410	1.540	1.000	1.375	1.331
16.	1.360	1.525	0.960	1.360	1.311
17.	1.340	1.520	0.960	1.340	1.290
18.	1.300	1.470	0.940	1.270	1.240
Gewichtsverlust nach 18 Wochen absol.	0.755 g	0.578 g	0.393 g	1.130 g	0.719 g
Derselbe in Proz.	36.78	28.22	29.48	47.08	36.70

Tabelle III.
Helix arbustorum (Kurve 3, Taf. III).

Laufende No. der Gewichtsbestimmung	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	durchschnittlich
1.	1.548	2.185	2.110	1.017	1.715
2.	1.504	2.145	2.054	0.937	1.660
3.	1.502	2.115	2.051	0.932	1.650
4.	1.417	2.070	2.006	0.927	1.605
5.	1.412	1.990	1.966	0.892	1.565
6.	1.362	1.960	1.906	0.852	1.510
7.	1.355	1.940	1.898	0.842	1.509
8.	1.325	1.865	1.838	0.812	1.460
9.	1.300	1.805	1.830	0.800	1.433
10.	1.275	1.680	1.800	0.760	1.379
11.	1.270	1.625	1.790	0.760	1.361
12.	1.260	1.610	1.775	0.750	1.348
13.	1.225	1.550	1.720	0.730	1.306
Gewichtsverlust in 13 Wochen absol.	0.323 g	0.635 g	0.390 g	0.287 g	0.409 g
Derselbe in Proz.	20.83	28.99	18.48	28.22	23.84

Tabelle IV.
Helix pomatia. Winterschlaf. I. Gruppe (20—25 g).

Laufende No. der Gewichtsbestimmung	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durchschnittlich
1.	28.810	22.605	24.922	21.382	23.120	24.168
2.	28.600	22.540	24.815	21.310	23.015	24.056
3.	28 475	22.365	24.780	21.200	22.930	23.970
4.	28.380	22.180	24.752	21.165	22.715	23.838
5.	28.260	22.060	24.575	21.045	22.600	23.708
6.	28.090	21.930	24.440	20.955	22.435	23.570
7.	27.955	21.820	24.315	20.780	22.285	23.431
8.	27.820	21.700	24.220	20.630	22.205	23.315
9.	27.765	21.596	24.140	20.535	22.045	23.216
10.	27.620	21.442	24.000	20.482	21.826	23.074
11.	27.500	21.300	23.860	20.370	21.610	22.928
12.	27.300	21.150	23.670	20.170	21.330	22.724
13.	27.180	21.040	23.550	20.050	21.200	22.604
14.	26.690	20.190	23.340	19.540	20.960	22.144
15.	26.460	19.900	23.220	19.370	20.780	21.944
16.	26.105	19.220	23.040	18.525	20.130	21.404

Tabelle IV a.

Helix pomatia. Winterschlaf. I. Gruppe (20—25 g).

Gewichts-abnahme pro Woche	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durch-schnitt-lich
1.	0.210	0.065	0.107	0.072	0.105	0.112
2.	0.125	0.075	0.035	0.110	0.085	0.086
3.	0.095	0.185	0.028	0.035	0.215	0.132
4.	0.120	0.120	0.177	0.120	0.115	0.130
5.	0.170	0.130	0.135	0.090	0.165	0.138
6.	0.135	0.110	0.125	0.170	0.150	0.139
7.	0.135	0.120	0.095	0.150	0.080	0.116
8.	0.055	0.104	0.080	0.095	0.160	0.099
9.	0.145	0.154	0.140	0.043	0.219	0.142
10.	0.120	0.142	0.140	0.112	0.216	0.146
11.	0.200	0.150	0.190	0.200	0.280	0 204
12.	0.120	0.110	0.120	0.120	0.130	0.120
13.	0.490	0.850	0.210	0.510	0.240	0.460
14.	0.230	0.290	0.120	0.170	0.180	0.200
15.	0.355	0.680	0.180	0.845	0.650	0.540
Gesamte Gewichts-abnahme	2.705 g	3.385 g	1.882 g	2.857 g	2.990 g	2.764 g
Dieselbe in Proz.	9	14.9	7.5	13.3	12.9	10.6

Tabelle V.

Helix pomatia. Winterschlaf. II. Gruppe (15—20 g).

Laufende No. der Gewichts-bestimmung	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durch-schnittt-lich
1.	18.165	19.810	16.730	19.900	18.920	18.705
2.	17.840	19.440	16.542	19.524	18.235	18.316
3.	17.750	19.305	16.420	19.332	18.165	18.194
4.	17.610	19.120	16.310	19.200	18.040	18.056
5.	17.500	18.975	16.156	19.028	17.955	17.821
6.	17.295	18.795	15.980	18.870	17.780	17.744
7.	16.950	18.500	15.785	18.694	17.535	17.493
8.	16.730	18.240	16.650	18.540	17.370	17.306
9.	16.620	18.120	15.440	18.286	17.170	17.123
10.	16.360	17.440	15.234	18.125	17.050	16.842

Laufende No. der Gewichts-bestimmung	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durch-schnitt-lich
11.	16.180	17.300	15.120	18.040	16.840	16.696
12.	16.044	17.242	14.988	17.880	16.675	16.566
13.	15.982	17.015	14.594	17.745	16.390	16.345
Gewichts-abnahme absol.	2.183 g	2.795 g	2.136 g	2.155 g	2.530 g	2.360 g
Dieselbe in Proz.	1.176	14.10	12.76	10.82	13.36	12.61

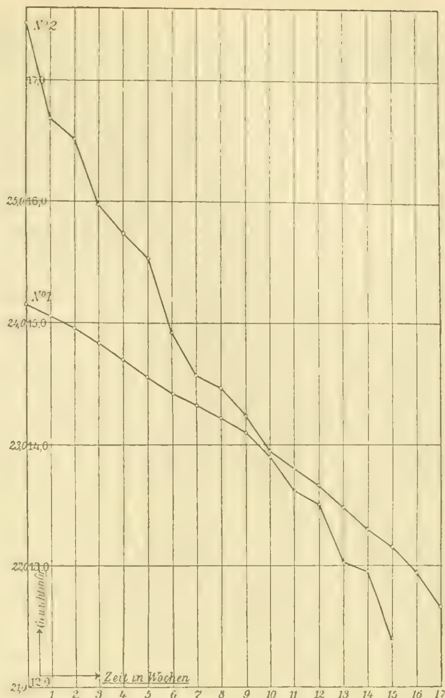
An der Hand der in diesen Tabellen verzeichneten Zahlen wurden die Kurven der Gewichtsabnahme konstruiert, welche wir in den Taf. I und II sehen [1]). Die mit No. 1 bezeichnete Kurve der Taf. I stellt den Verlauf der Gewichtsabnahme für die Gruppe der größeren Weinbergschnecken dar, in der Taf. II sind die Kurven für Leucochroa candidissima (No. 1), Helix fruticum (No. 2) und Helix arbustorum (No. 3) zusammengestellt. Wenn wir den Verlauf dieser Kurven betrachten, so fällt vor allem auf die beinahe horizontale Richtung, welche von der Kurve der Gewichtsreduktion bei Leucochroa genommen wird. Die Zahlen der entsprechenden Tabelle zeigen, daß hier beim geringsten Ausgangsgewicht der Gewichtsverlust doch auch der geringste ist — durchschnittlich nur 5.88 Proz. des Ausgangsgewichts beträgt, während er bei Helix fruticum bis auf 36 Proz. steigt.

Ich kann mir die ungewöhnliche Resistenzkraft dieser Schneckenart nur dadurch erklären, daß sie aus Verhältnissen stammt, wo ein hoher Anpassungsgrad an Trockenheitsperioden und somit an Nahrungsmangel notwendigerweise vorliegen muß. Es ist wahrscheinlich, daß in den trockenen Gegenden, in welchen ich sie gefunden habe, bei sehr karger Vegetation und starken Sommerhitzen die Schnecken gezwungen sind, die Ruheperiode mehrmals im Jahre durchzumachen.

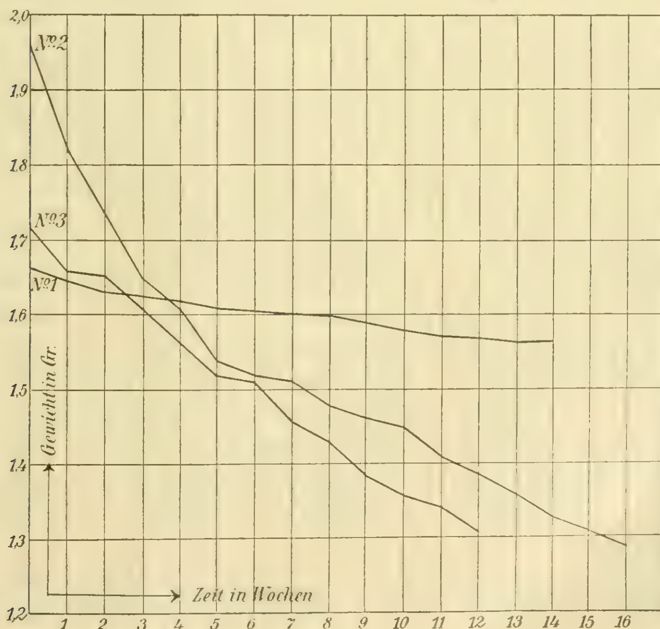
Wenn man, von diesem Falle abgesehen, nur das Verhalten der Helices pomatia mit demjenigen der beiden kleinen Arten ver-

1) Die Abszisse bezeichnet überall die Zeit, wobei die aufeinanderfolgenden Ordnungszahlen durch 7-tägige Zeiträume getrennt sind, auf der Ordinate wurden die Resultate der Gewichtsbestimmungen, in Gramm ausgedrückt, eingetragen.

gleicht, könnte man die Ueberzeugung gewinnen, daß größere Arten resistenter sind als die kleinen. Die Gewichtsverlustkurven zeigen einen viel steileren Verlauf für die Hel. arbustorum und fruticum als für die pomatia; besonders auffallend sind die Unterschiede am Beginn der Ruheperiode. Der ganze Gewichtsverlust betrug für die großen Weinbergschnecken nur 10 Proz. des Ausgangsgewichts, während er bei Helix arbustorum auf die gleiche Zeit berechnet 23 Proz., bei Hel. fruticum 29 Proz. beträgt. Für eine Steigerung



Taf. I.



Taf. II.

der Resistenzkraft mit der Größe der winterschlafenden Schnecken scheint ferner ein Vergleich des Verhaltens beider Gruppen der Hel. pomatia zu sprechen. Bei der zweiten, die kleineren Individuen umfassenden Gruppe dauerte der Winterschlaf kürzer, trotzdem betrug die Abnahme durchschnittlich 12.61 Proz. des Ausgangsgewichts — also bedeutend mehr als in der ersten Gruppe.

Angesichts der für Leucochroa gemachten Beobachtungen können wir aber diese Unterschiede — wenigstens was das verschiedene Verhalten der beobachteten Arten anbetrifft — nicht von der ungleichen Größe abhängig machen. Es würde vielleicht damit vor allem zu rechnen sein, aus welchen Bedingungen das Untersuchungsmaterial stammt. Bei den Schnecken, welche normalerweise in trockenen Gegenden leben, würde der Organismus besser angepaßt an den Nahrungs- und Wassermangel und damit resistenter sein. Wir wissen daß die Weinbergschnecken vorwiegend in offenen Stellen, in sonnigen Gärten, Weinbergen usw., unter Mauern und Hecken hausen; die Helix arbustorum, besonders aber die frutica, sind viel mehr auf schattige, feuchte Aufenthaltsorte angewiesen — man findet sie am zahlreichsten in dichten Gebüschen an immerfeuchten Ufern der kleinen Bäche und Gräber unserer Laubwälder. Hier liegt offenbar die Erklärung dafür, daß sich die Weinbergschnecken bedeutend resistenter gegen die schädliche Wirkung der Winterruhe erweisen, anders ausgedrückt, daß bei ihnen die Herabsetzung des Stoffwechsels tiefer und die Gewichtsabnahme geringer ist. Es ist auch nur bei diesen Schnecken zur Ausbildung der kalkigen Schutzdeckel und einer zum Instinkt gewordenen Gewohnheit, sich beim Eintritt der kalten Jahreszeit in die Erde einzugraben, gekommen.

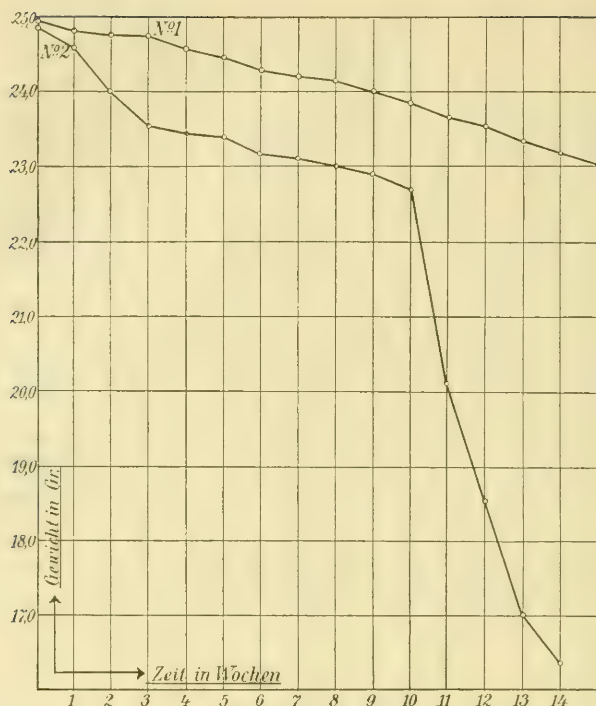
Die geringe Zahl meiner Beobachtungen berechtigt mich nicht, irgendwelche Schlüsse hier bestimmt auszudrücken. Ich möchte nur bemerken, daß mir die Erklärung der Unterschiede, welche sich im Verlauf der Gewichtsreduktion bei verschiedenen Arten beobachten lassen, durch ungleiche „Gewöhnung“ an Wasser- und Nahrungsmangel die nächstliegende und einfachste zu sein scheint. Wenn wir die allgemeine quantitative Herabsetzung des Stoffwechsels, welche ja der Erscheinung der Winterruhe zugrunde liegt, als regulatorische Einrichtung bezeichnen, können wir hier von einer Verbesserung der Regulation durch öfter stattgehabten Verlauf sprechen.

Die für meine Beobachtungen gebrauchte Individuenzahl war ursprünglich viel größer als es die in den Tabellen angegebene

ist. Abgesehen aber davon, daß schon im Laufe des Winterschlafes mehrere Individuen starben (die Sterblichkeit betrug bei Hel. pomatia nur 4 Proz., bei Hel. arbustorum, wo sie die größte war, 20 Proz.), mußte ich weiter die Zahl der angegebenen Exemplare noch dadurch bedeutend verringern, daß ich nur solche Tiere in Betracht nahm, die, noch nach dem Erwachen 1—2 Wochen lang beobachtet, sich ganz normal und gesund erwiesen. Ich habe mich nämlich überzeugt, daß schon lange vor dem Tode ein Einfluß der Krankheit im Verlauf der Gewichtsabnahme zutage tritt. Da mir die Sterblichkeit in den ersten Wochen nach dem Erwachen wesentlich gesteigert zu sein scheint, könnte hier dieser Einfluß den Verlauf der Gewichtskurven aus der letzten Periode des Schlafes verändern. Dieser Bemerkung füge ich die Tabelle VI und die auf Grund ihrer Zahlen konstruierten Kurven der Taf. III bei. Es wird hier das Verhalten zweier Weinbergschnecken verglichen, von welchen die eine (Ind. A, Kurve 1) nach dem Erwachen sich bald erholte und weiterlebte, die andere (Ind. B, Kurve 2) kurz vor dem Erwacheneintritt starb. Die Linien sprechen hier für sich, sie bedürfen keiner weiteren Erläuterung.

Tabelle VI.
Helix pomatia. Winterschlaf (No. 1 u. 2, Taf. III).

Laufende No. der Gewichtsbestimmung	Festgestelltes Gewicht		Gewichtsabnahme pro Woche	
	A (No. 1)	B (No. 2)	A	B
1.	24.922	24.840	—	—
2.	24.815	24.000	0.107	0.325
3.	24.780	23.567	0.035	0.515
4.	24.752	23.470	0.028	0.433
5.	24.575	23.395	0.177	0.097
6.	24.440	23.265	0.135	0.075
7.	24.315	23.130	0.125	0.130
8.	24.220	23.010	0.095	0.135
9.	24.140	22.915	0.080	0.120
10.	24.000	22.700	0.140	0.085
11.	23.860	20.130	0.140	0.215
12.	23.670	18.550	0.190	0.570
13.	23.550	17.020	0.120	0.580
14.	23.340	16.420	0.210	0.530
15.	23.220	—	0.120	0.600
16.	23.040	—	0.180	—



Taf. III.

Tabelle VII.

Helix pomatia. Karenz. I. Gruppe (20—15 g Ausgangsgewicht).

Laufende No. der Gewichtsbestimmung	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durchschnittlich
1.	17.730	17.440	17.820	17.710	16.720	17.484
2.	16.620	16.600	17.090	16.830	16.300	16.688
3.	16.310	16.520	16.910	16.790	16.105	16.523
4.	16.182	15.920	16.410	16.217	15.180	15.981
5.	15.666	15.760	16.215	16.065	15.004	15.742
6.	15.532	15.590	15.950	15.896	14.726	15.538
7.	15.068	15.126	15.197	15.246	14.020	14.930
8.	14.840	14.854	14.805	15.074	13.785	14.571
9.	14.685	14.715	14.504	14.879	13.552	14.467
10.	14.520	14.406	14.182	14.720	13.385	14.242

Laufende No. der Gewichts-bestimmung	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durch-schnitt-lich
11.	14.153	14.217	13.778	14.458	13.122	13.945
12.	14.025	14.106	13.596	14.322	13.010	13.841
13.	13.888	13.958	13.390	14.192	12.912	13.668
14.	13.595	13.852	13.182	14.066	12.798	13.498
15.	13.452	13.710	12.880	13.885	12.610	13.317
16.	13.327	13.602	12.650	13.745	12.478	13.160
17.	13.128	13.398	12.368	13.595	12.265	12.950
18.	12.848	13.130	11.900	13.375	12.102	12.670
19.	12.290	12.740	9.945	12.400	11.720	11.813
20.	12.140	12.600	9.445	11.600	11.610	11.479
21.	12.010	12.490	9.050	10.880	11.445	11.375

Tabelle VII a.

Helix pomatia. Karenz. I. Gruppe (20—15 g).

Gewichts-abnahme pro Woche	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durch-schnitt-lich
1.	1.110	0.840	0.730	0.880	0.420	0.796
2.	0.310	0.080	0.180	0.040	0.195	0.165
3.	0.128	0.600	0.500	0.573	0.925	0.542
4.	0.516	0.160	0.195	0.152	0.176	0.239
5.	0.134	0.170	0.265	0.169	0.278	0.204
6.	0.464	0.464	0.753	0.650	0.706	0.608
7.	0.228	0.272	0.392	0.172	0.235	0.359
8.	0.155	0.139	0.301	0.195	0.233	0.104
9.	0.165	0.309	0.322	0.159	0.167	0.225
10.	0.367	0.189	0.404	0.262	0.263	0.297
11.	0.128	0.111	0.182	0.136	0.112	0.104
12.	0.137	0.148	0.206	0.130	0.098	0.173
13.	0.293	0.106	0.208	0.126	0.114	0.170
14.	0.143	0.142	0.302	0.181	0.188	0.181
15.	0.125	0.108	0.230	0.140	0.132	0.157
16.	0.199	0.204	0.282	0.150	0.213	0.210
17.	0.280	0.268	0.468	0.220	0.163	0.280
18.	0.558	0.390	0.955	0.975	0.382	0.857
19.	0.150	0.140	0.500	0.800	0.110	0.334
20.	0.130	0.110	0.395	0.720	0.165	0.104

Tabelle VIII.

Helix pomatia. Karenz. II. Gruppe (25—20 g Ausgangsgewicht).

Laufende No. der Gewichtsbestimmung	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durchschnittlich
1.	20.130	20.056	22.810	20.620	20.900	20.903
2.	19.240	19.634	21.850	19.810	20.040	20.115
3.	18.530	18.820	21.600	19.640	19.810	19.680
4.	18.235	18.345	20.790	19.142	19.227	19.148
5.	18.020	18.310	19.305	18.895	18.226	18.551
6.	16.830	17.020	19.200	18.530	17.982	17.912
7.	16.475	16.834	18.940	18.227	17.430	17.581
8.	16.120	16.242	18.700	17.839	17.025	17.185
9.	15.982	16.023	18.415	17.600	17.000	17.004
10.	15.750	15.712	18.225	17.467	16.544	16.739
11.	15.310	15.673	17.895	17.205	16.430	16.520
12.	15.090	15.490	17.756	17.198	16.125	15.331
13.	14.980	15.310	17.524	17.060	16.000	16.175
14.	14.900	15.210	17.292	16.954	15.830	16.037
15.	14.572	15.090	17.135	16.792	15.474	15.812
16.	14.200	14.995	16.857	16.670	15.250	15.594
17.	13.855	14.845	16.610	16.515	15.120	15.389
18.	13.497	14.800	16.100	16.225	15.015	15.127
19.	13.143	14.645	15.910	15.670	14.920	14.857
20.	12.914	14.565	15.820	15.515	14.370	14.636
21.	12.700	13.980	15.400	15.325	14.112	14.301

Tabelle VIII a.

Helix pomatia. Karenz. II. Gruppe (25—20 g).

Gewichtsabnahme pro Woche	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durchschnittlich
1.	0.890	0.422	0.960	0.810	0.860	0.788
2.	0.710	0.814	0.250	0.170	0.230	0.435
3.	0.295	0.475	0.810	0.498	0.583	0.532
4.	0.215	0.035	0.485	0.247	1.001	0.599
5.	0.190	0.290	0.105	0.365	0.244	0.639
6.	0.355	0.186	0.260	0.303	0.552	0.331
7.	0.355	0.592	0.240	0.388	0.405	0.396
8.	0.138	0.219	0.285	0.239	0.025	0.181
9.	0.232	0.311	0.190	0.133	0.456	0.265
10.	0.440	0.039	0.330	0.172	0.114	0.219
11.	0.229	0.183	0.139	0.097	0.305	0.189
12.	0.110	0.180	0.232	0.138	0.125	0.156

Gewichtsabnahme pro Woche	Ind.-No. 1	Ind.-No. 2	Ind.-No. 3	Ind.-No. 4	Ind.-No. 5	durchschnittlich
13.	0.080	0.100	0.232	0.106	0.170	0.138
14.	0.328	0.120	0.157	0.162	0.356	0.225
15.	0.372	0.095	0.278	0.122	0.224	0.218
16.	0.345	0.150	0.247	0.155	0.130	0.205
17.	0.358	0.045	0.510	0.290	0.105	0.262
18.	0.354	0.155	0.190	0.555	0.095	0.270
19.	0.229	0.080	0.090	0.155	0.550	0.221
20.	0.214	0.585	0.420	0.190	0.258	0.335

Meine Beobachtungen über den Verlauf der Gewichtsabnahme bei einer akuten Hungerinanition erstrecken sich nur auf Helix pomatia und datieren vom Frühling und Sommer des Jahres 1907. Bei dem Vergleich der Hungerinanition handelte es sich hauptsächlich darum, den Einfluß der vor dem Eintritt des Winterschlafes im Organismus eingetroffenen Einrichtungen auf den Verlauf der Reduktion zu bestimmen. Es mußte mir also daran liegen, daß sich alle übrigen Bedingungen in beiden Fällen möglichst gleich gestalten. Aus diesem Grunde ziehe ich hier das Material in Betracht, welches einer mit Wassermangel verbundenen Karenz unterworfen war, und dieselbe im Zustand eines Hungerschlafes, wenn man sich so ausdrücken darf, verlebte. Die Tiere wurden in den ersten Maitagen, also zu einer Zeit, wo der Organismus nach der Ruheperiode schon erholt war, gesammelt und, ähnlich wie es mit den winterschlafenden Schnecken war, in hölzernen Kisten in einem trockenen Keller aufbewahrt. Die erste Wägung fand am 10. Mai, als sich die Tiere schon in ihre Gehäuse zurückgezogen haben, statt. Die Hungerperiode dauerte zwar für 2 Individuen von den 40, mit welchen ich die Untersuchung begann, bis Ende Juli des nächsten Sommers (1908), schon im Herbst blieben mir aber nur 6 Schnecken am Leben. Deswegen werden in den hier gegebenen Tabellen nur die ersten 6 Monate der Karenz berücksichtigt. Die Kurve der Gewichtsabnahme hungernder Schnecken ist, um den Vergleich zu erleichtern, mit der besprochenen Gewichtskurve der winterschlafenden Helix pomatia in der Taf. I zusammengebracht. Verfolgen wir diese beiden Linien, so fällt vor allem auf, daß die Kurve 2 einen nicht nur bedeutend steileren, sondern auch unregelmäßigeren Verlauf hat. Die Linie ist vielfach wellenartig gebogen: nach einer Periode eines beschleunigten Sinkens des Gewichtes folgt eine Verzögerung

Tabelle IX.

Material	Dauer der Ruhezeit in Wochen	Ausgangsgewicht in Gramm			Gewichtsverlust total in Gramm			Gewichtsverlust in Proz.		
		minimal	durchschn.	maximal	minimal	durchschn.	maximal	minimal	durchschn.	maximal
H. pomatia Winterschlaf I. Gruppe	14	21.382	24.168	28.810	1.882	2.764	3.385	7.5	10.6	14.9
H. pomatia Winterschlaf II. Gruppe	12	16.730	18.705	19.900	2.155	2.360	2.795	10.82	12.61	14.05
H. pomatia Karenz I. Gruppe	20	20.056	20.903	22.810	5.295	6.602	7.430	25.67	31.58	36.91
H. pomatia Karenz II. Gruppe	20	16.720	17.484	17.820	4.950	6.109	8.770	28.38	34.94	49.10
H. arbustorum Winterschlaf	12	1.017	1.715	2.185	0.287	0.409	0.635	18.48	23.84	47.08
H. fruticum Winterschlaf	17	1.333	1.959	2.400	0.393	0.719	1.130	28.22	36.70	28.99
Leucochroa Winterschlaf	15	1.193	1.665	2.135	0.085	0.098	0.128	4.44	5.88	10.76

Tabelle X.

Material	Ausgangsgewicht in Gramm			Gewichtsverlust in Gramm			Gewichtsverlust in Proz.		
	minimal	durchschn.	maximal	minimal	durchschn.	maximal	minimal	durchschn.	maximal
H. pomatia Winterschlaf I. Gruppe	21.382	24.168	28.810	1.332	1.564	1.920	5.5	6.47	7.61
H. pomatia Winterschlaf II. Gruppe	16.730	18.705	19.900	2.136	2.360	2.795	10.82	12.61	14.05
H. pomatia Karenz I. Gruppe	20.056	20.093	22.810	3.560	4.728	6.150	17.26	22.61	30.55
H. pomatia Karenz II. Gruppe	16.720	17.484	17.820	3.518	3.816	4.430	19.86	21.82	24.78
H. arbustorum Winterschlaf	1.017	1.715	2.185	0.287	0.409	0.635	18.48	23.84	28.99
H. fruticum Winterschlaf	1.333	1.959	2.400	0.303	0.571	0.975	19.67	29.10	40.62
Leucochroa Winterschlaf	1.315	1.665	2.135	0.077	0.094	0.118	4.38	5.64	9.89

der Reduktion usw. Erst von der 10. Woche an wird diese Erscheinung undeutlich, die Linie nimmt von nun an einen ähnlichen Verlauf wie ihn die Gewichtskurve 1 für die ersten Wochen der Winterruhe zeigte. Man könnte vermuten, daß eben ungefähr zu dieser Zeit ein echter „Schlafzustand" eintritt.

Gerade das Umgekehrte läßt sich bei der Kurve 1 beobachten. Dem Erwachen geht eine Periode voraus, in welcher die Gewichtsreduktion dieselbe merkwürdige Periodizität zeigt, wie wir sie beim Beginn des Fastens sehen: rasches Sinken, Verzögerung der Gewichtsabnahme, wiederum Sinken usf. Wie diese Periodizität des näheren zu erklären wäre, vermag ich nicht zu sagen. Jedenfalls ist es wahrscheinlich, daß sie sich während der Winterruhe von der Zeit an bemerkbar macht, zu welcher der Stoffwechsel an Intensität zunimmt, das Erwachen vorbereitend.

Um die Unterschiede, welche der Verlauf der Gewichtsreduktionen in allen beschriebenen Fällen zeigte, klar vor Augen zu führen, stelle ich die Hauptergebnisse der Gewichtsbestimmungen in den Tabellen IX und X zusammen, wobei in der Tabelle IX die absolute Dauer jeder Versuchsreihe angegeben wird, in der Tabelle X sämtliche Resultate auf die minimale Dauer (eine 12-wöchentliche Periode) zurückgeführt sind.

Es ließe sich eine Fülle von Vermutungen und Schlüssen an diese Zahlen knüpfen, ich halte mich aber nicht für berechtigt, angesichts der noch sehr geringen Zahl meiner Beobachtungen, sie hier auszusprechen. Vorläufig kann ich das Gesagte dahin formulieren, daß:

1) die Gewichtsabnahme während des Winterschlafes eine viel geringere ist als während einer Hungerperiode von gleicher Dauer, und

2) daß sich während der Winterruhe der Verlauf der Gewichtsreduktion für verschiedene Schneckenarten ziemlich verschieden gestaltet. Die Unterschiede lassen sich mit größter Wahrscheinlichkeit auf einen ungleichen Anpassungsgrad an die Ungunst äußerer Verhältnisse, vor allem an den Wassermangel, zurückführen.

Literaturverzeichnis zu der Einleitung.

1) Barkow, Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich. Berlin 1846.
2) Dubois, R., Physiologie comparée de la marmotte. Paris 1896.
3) Hartwig, Lange Lethargie der Schnecken. Zool. Garten, 30. Jahrg.
4) Lacaze-Duthiers, H. de, Des org. de la repr. de l'Ancylus fluviatilis. Arch. zool. exp. (3), T. VII.
5) Merzbacher, Allgemeine Physiologie des Winterschlafes. Ergebn. d. Physiol., 3. Jahrg., II. Abt., 1904.
6) Paravicini, G., Nota sulla rigen. d. chonchiglia di alcuni Gaster. polmonati. Atti Soc. ital. Sc. N., Milano Vol. XXXVIII, 1899.
7) Sarbazès, J., Perte de poids considérable subie par diverses espèces du genre Helix mises à jeuner. Act. Soc. Linn., Vol. LVII, Bordeaux, LXXXVII.
8) Treitel, Lebensfähigkeit der Gartenschnecke. Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt., 192.
9) Yung, E., Contributions à l'histoire physiologique de l'ésargot. Genf 1887.

Die Niere.

1. Anatomische Orientierung und Besprechung der Literaturangaben über den Bau des Nephridialkomplexes.

Wie bekannt, unterscheidet man in dem Nephridialkomplexe drei Teile: den Nierensack, den primären Ureter (Jacobis „Nierenharnleiter", Nüsslinsche „Nebenniere") und den sekundären Ureter (Jacobis Darmharnleiter). Eine Orientierung über die topographischen Verhältnisse dieser Teile wurde schon 1879 von Nüsslin (23) gegeben, der als erster die Lagebeziehungen der Niere zu dem primären Harnleiter — von ihm Nebenniere genannt — näher besprochen hat. „Das Lumen der Niere", sagt er, „besteht aus zweien, der Länge nach nebeneinander gelegenen Hohlräumen, die an der vordersten Spitze der Niere kommunizieren. Der größere, an das Pericardium grenzende Hohlraum (eigentliche Niere) hat die Gestalt eines Trichters und stößt mit dem weiten Ende an die Leber, während das schmale Ende, an der vordersten Ecke der Niere umbiegend, in den engen, röhrenförmigen zweiten Hohlraum übergeht. Dieser läuft bis zur hintersten Nierenecke, wo

der eigentliche Harnleiter beginnt; er stellt gewissermaßen einen mit dem Körper der Niere verwachsenen Teil des Ausführungsganges derselben dar." Dieser rückläufige Ureterschenkel ist in der Tat mit dem Drüsensack so eng verbunden, daß es wohl scheinen mag, als entspringe der Harnleiter erst an dem breiten hinteren Teil der Niere. Bezüglich der Verbindung dieser Teile trifft die NÜSSLINsche Schilderung nicht ganz das Richtige; sie hat neuerdings Ergänzung, zum Teil auch Korrektur in der Arbeit von STIASNY (38) gefunden. NÜSSLIN läßt den Drüsensack an seinem vorderen Ende sich allmählich verjüngend in den „röhrenförmigen, zweiten Hohlraum der Niere" übergehen. Von STIASNY wurde hervorgehoben, daß die Uebergangsstelle nicht eigentlich an der Nierenspitze liegt. „Der primäre Ureter nimmt die ganze Spitze ein und die Uebergangsstelle liegt ca. 2—3 mm, bei größeren Tieren bis 4 mm von der Spitze entfernt. Ein kurzes Kanälchen von sehr geringer Weite stellt die Verbindung her." Es ist leicht, sowohl an frischen als in Alkohol gehärteten Helix-pomatia-Nieren, welche man vorsichtig in der Längsrichtung geöffnet hat, die Richtigkeit dieser Angabe zu bestätigen. Es wurde aber von STIASNY in der Schilderung wie auch in seinen Textfiguren (1 und 2) nicht berücksichtigt, daß der primäre Ureter in seinem Anfangsteil, d. h. direkt vor der untersten Nierenspitze, stark erweitert erscheint — sozusagen mit einer breiten Tasche beginnt. Wie ich es weiter unten noch zu besprechen habe, unterscheidet sich diese Anfangstasche von dem aufsteigenden Unterteil auch in dem mikroskopischen Bau ihrer Wandung.

Nach den Angaben von BRAUN (2) und BEHME (1) würde der primäre Ureter auch entwickelungsgeschichtlich mit dem Nierensack eine Einheit bilden[1]). Der absteigende Schenkel soll sich erst in zweiter Linie anlegen (als Differenzierung eines Teils der

---

1) Die Frage nach der ontogenetischen Abstammung des Nephridialkomplexes der Pulmonaten, d. h. nach seiner Zugehörigkeit zu einem der embryonalen Keimblätter, wird noch stets verschieden beantwortet. Eine ektodermale Entstehung, und zwar durch Ektodermwucherung, wurde von JOYEUX-LAFFUIE (15) angenommen, der bei Oncidium celticum die Nierenanlage aus einer Verdickung des Mantelrandes sich differenzieren sah. FOL (6) läßt sie in analoger Weise bei den Wasserpulmonaten entstehen. BRAUN (2) und BEHME (1) finden, daß die Nierenanlage bei den Heliciden ebenfalls im Ektoderm, aber durch Einstülpung desselben gebildet wird. RABL (32) leitet die Niere des Planorbis vom hinteren Teil des Mesodermstreifens ab, ähnliches wird von IHERING (13) für die Land-

Lungenhöhle) und erst sekundär mit dem aufsteigenden in Verbindung setzen. In Gestalt und Größe unterliegt er auch schon innerhalb einzelner Familien erheblichen Variationen. So lassen sich in der Helicidenfamilie von dem vollständigen Mangel des sekundären Ureters, wie in BEHME bei Helix pulchatella schildert, bis zu seinem vollständigen Verschluß und der bedeutenden Länge, die er bei Helix pomatia erreicht, alle Stadien seiner sukzessiven Ausbildung aufstellen. Ich habe den anatomischen Bau des Nierenkomplexes bei Helix pomatia, H. hortensis, H. fruticum und H. arbustorum untersucht. Die drei ersten Arten besitzen einen vollständig geschlossenen sekundären Ureter; bei Helix arbustorum bleibt der unterste, etwa ein Drittel der gesamten Länge betragende Teil offen. Es kommen übrigens im Größenverhältnisse des offen gebliebenen zum geschlossenen Teil bedeutende individuelle Unterschiede vor: man kann Helix-arbustorum-Individuen mit nahezu vollständigem Verschluß des sekundären Ureters finden.

Der dreieckige Nierensack liegt ganz im Grunde der Mantelhöhle wie alle Organe des zirkumanalen Komplexes in das spärliche Bindegewebe der Decke derselben eingebettet. Er entbehrt

---

pulmonaten behauptet. MEURON (19) ist endlich der Meinung, daß sich bei Helixembryonen sowohl das Ekto- als das Mesoderm an der Anlage der Nierendrüse beteiligen. Diese Ansicht wird durch die neueren Angaben von PÖTSCH gerechtfertigt, nach welchem ein strenges Unterscheiden von Ekto- und Mesoderm bei den Pulmonaten undurchführbar sein soll. Die Mesodermstreifen liefern nicht das ganze Mesodermmaterial; das äußere Keimblatt bildet noch längere Zeit, nachdem sich die Mesodermstreifen differenziert haben, Sitz der Auswanderung von Zellelementen, welche sich an der Ausbildung sonst für typisch mesodermal geltender Organe beteiligen. Zu diesen Organen undeutlichen Ursprungs soll eben die bleibende Niere gehören.

Was den primären Harnleiter anbetrifft, so lassen ihn die meisten Anhänger einer rein mesodermalen Entstehung der Niere durch Ektodermeinstülpung entstehen und mit der bereits aus einer gemeinsamen Renopericardialanlage differenzierten Niere sekundär in Verbindung zu treten. Die Angaben von RABL für Planorbis, SCHALFEEW (nach SCHYMKIEWITSCH 39) für Landpulmonaten, MEISENHEIMER für Limax agr. stimmen in dieser Beziehung überein. JOYEUX-LAFFUIE und FOL dagegen, welche die Niere sich durch Ektodermwucherung anlegen lassen, behaupten, daß sich der primäre Ureter aus derselben Anlage differenziert. Eine Gemeinsamkeit der Anlage dieser beiden Teile scheint für die Helixarten durch die erwähnten Untersuchungen von BRAUN und BEHME festgestellt zu sein.

vollständig einer spezialisierten Nephropleura im engeren Sinne. Die breite, basale Fläche der Drüse ist gegen die nächstliegenden Organe des Eingeweidesackes (Leber und vordere Darmschlinge) durch eine ansehnliche Anhäufung LEYDIGscher Zellen getrennt. Es wurde wiederholt an dieser Stelle eine Harnblase beschrieben und gezeichnet, die man an der Umbiegungsstelle des Ureters als Ausbuchtung desselben entstehen ließ. NÜSSLIN spricht von einer „aus 2 Epithellagen und dazwischen befindlichen bindegewebigen Platte zusammengesetzten Haut“, die von hier ausgehend auch den weiteren Nierensack bedecken soll. STIASNY stellt zwar fest, daß hier keine von der Niere getrennte Harnblase existiert, er beschreibt aber auch eine Membran, welche, der Basalfläche des Drüsenteils angeschmiegt, gewissermaßen seinen Deckel bildet — also doch wenigstens an einem Teil der Niere gut individualisierte Nephropleura. „Der Nierensack“, finden wir bei ihm, „beginnt mit einer durchsichtigen, sehr dünnen Membran, durch welche die Niere von der Leber, dem Darm und dem Receptaculum seminis abgegrenzt wird.“ „Histologisch besteht diese Membran aus dem drüsigen Epithel der Niere und einer dünnen bindegewebigen Lage.“

Daß das sekretorische Epithel selbst, welches hier meistens in einer einfachen Schicht das Drüsenlumen auskleidet, nicht zu einer Drüsenhülle gezählt werden darf, ist klar genug; wo bliebe denn sonst das zu Umhüllende? Es bleibt die bindegewebige Schicht — dieselbe besteht, wie gesagt, in einer beträchtlichen aber ungeordneten Anhäufung LEYDIGscher Zellen und setzt sich unmittelbar fort in das dicke Polster derselben Zellen, welche hier den Darm und die Leber umgeben. Weiter unten rückt der Nierensack an das Pericard an seiner linken, an den primären Ureter an der rechten Seite. Zwischen dem Pericardepithel und dem exkretorischen Nierengewebe findet man nur zerstreute bindegewebige Zellelemente (vorwiegend ebenfalls LEYDIGsche Zellen) und Muskelfasern, die das Pericard, in verschiedener Richtung verlaufend, umspinnen. Der primäre Harnleiter ist von dem Drüsengewebe stellenweise durch ein spärliches Bindegewebsgeflecht getrennt, — stellenweise stoßen aber, wie man es an Querschnitten deutlich zu sehen bekommt, die beiden Epithelien des primären Ureters und der Niere unmittelbar mit ihren Basalmembranen aneinander. Die nach vorn-unten gerichtete Nierenspitze liegt zwischen dem vorderen Zipfel des Pericards resp. der Ausgangsstelle der Lungenvene und der breiten Anfangstasche des primären

Ureters. Von diesem Teil des Harnleiters wird die ganze ventrale (untere) Fläche der Nierenspitze bedeckt und durch ihn abgegrenzt, dorsal geht aber das Drüsengewebe ganz allmählich in das Bindegewebe der Mantelfalte über. Einzelne Nierenkanälchen, richtiger Lakunen im Bindegewebe mit noch funktionierenden Harnkügelchen enthaltenden Nephrocyten ausgekleidet, findet man noch in der Nähe der Lungenverästelungen. Das spongiöse Gewebe des Nierensackes ist durch dicht beieinander stehende, von der peripherischen Epithelschicht in das Innere der Drüse weit herabhängende Falten gebildet, welche man an einer in der Längsrichtung geöffneten Niere von Helix pomatia schon mit bloßem Auge gut sehen kann. Durch starke Entwickelung dieser Falten, besonders von der dorsalen Oberfläche her, wird das Drüsenlumen auf einen flachen Spaltraum reduziert, nur gegen die vordere Spitze oberhalb der Ausgangsstelle des zum primären Ureter führenden Kanälchens bleibt es geräumiger. Das perinephridiale Bindegewebe dringt bei Bildung der Drüsenfalten in das Innere derselben ein, ihre Stützleisten bildend. Zum größten Teil wird aber die Stützleiste einer ausgewachsenen Drüsenfalte von Bluträumen eingenommen. Größere Blutlakunen bilden sich gewöhnlich in den dann keulenförmig angeschwollenen Faltenscheiteln. Mit dem Bindegewebe dringen auch oft die dasselbe in verschiedenen Richtungen durchziehenden Muskelfasern tief in die Drüse herein. Bei der oft vorkommenden Verwachsung der Drüsenfalten können dann auf schräg geführten Querschnitten die verwachsene Muskelfasern führenden Stützleisten das Bild einer muskulösen Scheidewand geben. Es wurde von Hanitsch das Vorkommen echter Scheidewände im Drüsensack bei Limax agrestis erwähnt; Garnault [1]) meint sogar, daß sich der Nierensack bei Valvata piscinalis aus zweien, durch ein schräg-transversales Interstitium voneinander getrennter Kammern zusammensetzen soll. Es scheinen mir nun diese Angaben in der stellenweise erfolgenden Verwachsung von Muskelfasern führenden Falten ihre Erklärung zu finden: Bildung richtiger Scheidewände habe ich nie bei den genannten Schneckenarten gefunden.

Zur Untersuchung der mikroskopischen Verhältnisse im Bau des Drüsenteils der Niere übergehend, war ich hauptsächlich auf meine Präparate angewiesen. Was diese Verhältnisse anbelangt,

---

1) Garnault, P., Note sur l'organisation de la Valvata piscinalis. Compt. r. Soc. Linn., Bordeaux 1888.

so hat das Pulmonatennephridium keine eingehende Schilderung gefunden. Da die Frage über seine funktionelle Bedeutung und die chemische Natur seiner Excreta längere Zeit sehr verschieden beantwortet wurde und auch heute kaum als erledigt betrachtet werden kann [1]), wurde die Aufmerksamkeit der Beobachter hauptsächlich in dieser Richtung gelenkt, wobei höchstens die Art und Weise der Ausscheidung mit in Betracht gezogen worden war. Ich möchte versuchen, diese spärlichen Literaturangaben kurz zu besprechen, um so mehr als ihre Zusammenstellung meines Wissens nirgends vorgenommen wurde.

Schon im Jahre 1816 gibt MECKEL in seiner „Mikrographie einiger Drüsenapparate“, wo er die Helicidenniere für ein harnsaures Ammon ausscheidendes Organ erklärt, auch kurzen Bescheid über den histologischen Bau derselben. Die Vermehrung der sezernierenden Oberfläche wird durch Faltenbildung erzielt, das spongiöse Balkenwerk trägt einen Belag von kubischen oder zylindrischen Zellen mit runden Kernen und großen Vakuolen.

1) Daß dieses, früher von SWAMMERDAM und CUVIER als Kalkdrüse beschriebene Organ Harnsäure ausscheidet, ist von dem dänischen Naturforscher JACOBSON 1820 nachgewiesen worden und wurde später wiederholt (so für die Pulmonaten von MECKEL, MYLIUS, SICARD) bestätigt, wobei man hauptsächlich nur mittels der Murexidreaktion die Anwesenheit von Harnsäureverbindungen konstatierte. Nähere Untersuchungen (NALEPA, KRUKENBERG) haben ferner erwiesen, daß in der Niere verschiedener Helixarten (pomatia und hortensis) neben der Harnsäure auch Guanin, welches die Harnsäure sogar gänzlich vertreten kann, vorkommt. BARFURTH findet bei Arion empiricorum Xanthin, CUÉNOT (3) bei verschiedenen Pulmonaten eine Purinverbindung, welche er als „léucomaine xantique“ bezeichnet — kurz, es ergibt sich, daß neben der Harnsäure hier auch andere Verbindungen der Puringruppe vertreten sein können. Trotzdem bleibt aber immer noch des näheren unbestimmt, welche Verbindungen nämlich und worin wohl das Schwergewicht diesbezüglicher Untersuchungen zu liegen habe: ob sich die hier auftretenden Unterschiede auf Einflüsse verschiedener Ernährungsbedingungen zurückführen lassen.

Es bleibt ferner noch unentschieden, ob hier die Harnsäure frei oder nur in Form von harnsauren Salzen vorkomme. C. K. SCHNEIDER (35) versucht, der von KOWALEWSKY ausgesprochenen Meinung folgend, die Nieren verschiedener Tiere nach ihrem Verhalten gegen die injizierten Farbstoffe in zwei Typen einzuteilen: neutrale, Indigkarmin aufspeichernde Nieren und saure, welche karminsaures Ammoniak aufspeichern. Die zahlreichen von CUÉNOT durchgeführten Untersuchungen beweisen, daß die Schnecken-, überhaupt die Molluskenniere dem ersten Typus angehört.

Meckel hat schon bemerkt, daß die Nierenzellen — je nach ihrem Entwickelungsstadium — ein verschiedenes Aussehen besitzen können. Er sucht diese verschiedenen Stadien in eine kontinuierliche Reihe zusammenzubringen. Von seinen Abbildungen (Fig. 7 a—e, Taf. 1) entspricht diejenige einer vollständig entwickelten Zelle ganz genau einer normalen, sezernierenden Nephrocyte; dagegen lassen die Bilder der „kleinsten, noch nicht ausgewachsenen" Zellen vermuten, daß er es mit den bei der Untersuchung frischer Nierenepithelien äußerst leicht sich abschnürenden Exkretbläschen zu tun hatte. Sehr richtig schildert er die Entstehungsweise der Exkretkörnchen: „Anfangs bilden sich Niederschläge in der Zellsubstanz, später in dem Sekretbläschen, vorzugsweise oder allein, und durch dessen Wachstum wird die Zellsubstanz verdrängt und verschwindet allmählich, so daß zuletzt die ganze Zelle wie bei den Pflanzen vom Exkretbläschen erfüllt ist." Ueber die Ausscheidungsweise äußert er folgende Vermutung: „Bei den Harnzellen der Schnecken ist es übrigens denkbar, daß nur das Sekretbläschen ausgestoßen wird und die Zelle ein neues bilde." Keferstein (in Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreichs, Bd. 3, Taf. 2, 1862) trägt zu dieser Schilderung wenig Neues bei. Von seinen cytologischen Angaben ist zu betonen, daß die Oberfläche der Nierenzellen, sowohl bei Protobranchien als auch bei den Pulmonaten, ein Cilienkleid tragen soll. In den ausgebildeten Nierenzellen sollen am häufigsten Kügelchen mit harnsaurem Ammoniak zu finden sein. Die Ausscheidung führt zum Untergang ganzer Zellen, die mit ihren Exkretbläschen abgestoßen und durch Bildung neuer Zellelemente ersetzt werden. Dieser ausgesprochen holocrine Charakter wird der Nierendrüse der Pulmonaten von Vogt und Yung (43) und weiter speziell derjenigen von Helix pomatia von Girod (10) zugeschrieben.

Girod fand in der Flüssigkeit, welche er durch Einstich (!) in die Niere eines lebenden Individuums bekommen hat, neben Harnkügelchen auch zahlreiche Zelltrümmer. Er schließt darauf, daß auch normalerweise bei Entleerung der geformten Exkrete die Drüsenzellen zugrunde gehen müssen. In dem primären Ureter dagegen sind weder Zellreste noch Harnkügelchen zu finden. Girod meint, daß sie, in den Ureter gelangt, gelöst werden; dem primären Ureter käme neben der Bedeutung eines Ausführungsganges noch diejenige einer „glande alcaline spéciale" zu. Die hier ausgeschiedene, alkalisch reagierende Flüssigkeit soll die Fähigkeit besitzen, alle festen Harnbestandteile zu lösen, die Harnsäure in harnsaures Natron umwandelnd.

Durch die bereits erwähnten physiologischen Untersuchungen von CUÉNOT (3 und 4) wurde die Unzulänglichkeit der GIRODschen Angaben bewiesen. Man kann sich — bemerkt CUÉNOT — leicht überzeugen, daß sogar der nach außen entleerte Harn einer Weinbergschnecke noch massenhaft feste Exkrete enthält. Es sind die typischen Harnkügelchen, welche sich von den, noch in den Drüsenzellen eingeschlossenen nicht unterscheiden und keine Spur einer korrodierenden Einwirkung erkennen lassen. Auch hat CUÉNOT durch Injektion von Lackmuslösungen festgestellt, daß sich der flüssige Inhalt der Drüse neutral verhält, daß somit eine alkalische Sekretion seitens der Ureterepithelien in Abrede gestellt werden muß.

Von weiteren Arbeiten, welche einiges über die histologischen Verhältnisse mitbringen, mögen noch die von HANITSCH und von L. PLATE (28) erwähnt werden. HANITSCH findet bei Limax agrestis die exkretorischen Zellen von jedem Cilienbesatz frei, das gleiche wird von PLATE für die Oncidienniere bestätigt. Somit ist die KEFERSTEINsche Angabe über einen zu den allgemeinen Charakteren einer Schneckennephrocyte gehörenden Cilienbesatz nicht zu halten, wenigstens nicht für alle Schneckenarten. PLATES Untersuchungen über die Nephridialorgane der Janelliden und Testacelliden (28) beziehen sich hauptsächlich auf die cytologischen Verhältnisse im primären Ureter. Im exkretorischen Epithel der eigentlichen Niere findet er bei Janelliden niedrige Zellen mit grobkörnigem Plasma und terminalen Vakuolen, welche je ein rundes Harnkonkrement enthalten. Kleinere Konkremente sind oft peripher geschichtet, meist enthalten sie ein dunkles, zentrales Korn. Diese Konkremente zeigen ein verschiedenes tinktorielles Verhalten bei verschiedenen Gattungen: bei Testacellaarten färbten sie sich intensiv mit Hämatoxylin, während sie bei Daudebardia ungefärbt blieben.

Nicht viel mehr finden wir bei JACOBI (14). Jede Nierenzelle der Heliciden besitzt einen basalständigen Kern und ein oder zwei Harnkonkremente, meistens in einer geräumigen Vakuole eingeschlossen. Er bemerkt, was auch MECKEL schon gesehen hat, daß die Exkretkörnchen auch außerhalb der Vakuole, basal unmittelbar in das Protoplasma eingebettet liegen können. Eingehender wurden die Harnkonkremente an demselben Material von SCHOPPE untersucht (36). Er findet, daß die von ihm so genannten Harnkügelchen innen radiär gestreift, am Rande konzentrisch geschichtet, aus einer gelben doppelbrechenden Substanz gebaut sind. In der Niere sieht man sie entweder noch in den Zellen, oder frei im

Drüsenlumen liegen. Neben den viel zahlreicheren kristallinischen Harnkügelchen findet SCHOPPE auch amorphe, von unregelmäßigem Bau, geht aber nicht darauf ein, welches Verhältnis zwischen diesen beiden Formen existiert. Im allgemeinen sind die Harnkügelchen nicht Produkte des Zellkerns, sondern werden vom Protoplasma und in diesem gebildet. Es treten am freien Ende der Zelle (?) zuerst kleine Kügelchen auf, welche dann von einer gemeinsamen Uratschale umgeben werden, die sich zwiebelartig aus konzentrischen Schichten zusammensetzt. Die Nierenzellen werden bei der Ausscheidung nicht abgestoßen; die Entleerung erfolgt durch Dehiszenz der Vakuolenwand. PLATES Beobachtung über die verschiedene Natur der Harnkügelchen bei verschiedenen Schneckenarten wurde von BEHME (1) für einige Heliciden bestätigt. Die Unterschiede beziehen sich hier auf die Größe und den Bau der Konkremente. So sind sie in der Niere von Helix pomatia bis 0,035 mm groß; vom Zentrum gegen die Peripherie verlaufen in annähernd gleicher Entfernung 6, seltener 8 dunklere Streifen. In den Exkretvakuolen der einem jungen, eben ausgekrochenen Individuum entnommenen Niere, fand BEHME kleinere, kettenförmig aneinander gereihte oder in Haufen liegende Konkretionen. Außerdem enthielten die Nephrocyten noch viele kleine Körnchen — der Autor nimmt an, daß sie wahrscheinlich direkt mit den größeren verschmelzen, ein Wachstum derselben durch Apposition bedingend. Bei Helix hortensis sollen die größten Harnkügelchen die bedeutende Größe von 0,068 mm erreichen, und zwar dadurch, daß zwanzig oder mehr kleinere Exkretkörnchen untereinander verschmelzen, das Exkretbläschen vollständig ausfüllend. Die Harnkügelchen von Helix fruticum sind oft bis 0,030 mm groß, ovoid, einzeln oder zu größeren Drüsen vereinigt. Bei Helix arbustorum endlich sollen die nur 0,009 mm großen Harnkügelchen eine ganz unregelmäßige und wechselnde Gestalt besitzen.

In der neuerdings erschienenen Arbeit ROLLES (33) über die Renopericardialverbindung bei den Nacktschnecken findet auch die Histologie des Drüsenabschnittes der Niere eine kurze Berücksichtigung. Die Drüsenlamellen sollen von Mesenchymzellen gestützt sein, hie und da ist das Faltenwerk der Niere von Bluträumen durchzogen. Bemerkenswert ist, daß sich die Nephrocyten bei Limax agrestis ganz anders als bei Arion empiricorum verhalten. Beim ersten sind in den exkretorischen Vakuolen keine Harnkonkremente vorhanden — es sollen hier nur flüssige Exkretstoffe ausgeschieden werden, während bei Arion in der Regel jede Zelle

ein kugeliges, stark lichtbrechendes Harnkügelchen enthalten soll. Die Konkremente liegen, wo sie vorhanden sind, in den geräumigen Exkretvakuolen zentral. Rolle schließt aus dieser ihren Lage auf eine zähflüssige, gallertige Beschaffenheit der Vakuolenflüssigkeit, „denn wäre sie wässerig, so würde das Konkrement zu Boden sinken". (!)

In den histologischen Handbüchern ist nicht vieles über die Gastropoden-, überhaupt über die Molluskennephrocyte zu finden. Schneider (35) sagt nur, daß sie bei den Pulmonaten (Helix pomatia) einen basalständigen Kern und große Exkretvakuole besitzt, in welcher man gewöhnlich ein geschichtetes Harnkonkrement sieht. Die dieser knappen Schilderung beigefügte, ziemlich schematisch gehaltene Abbildung zeigt scharf gegeneinander abgegrenzte Zellen mit einer deutlichen Basalmembran und, auf der äußeren Oberfläche, einen differenzierten, extracytären Saum. Bei Prénant, Bouin et Maillard (31) finden wir eine ausgezeichnete Abbildung des Nierenepithels einer Weinbergschnecke — mit stark entwickelten Exkretbläschen und verwischten Zellgrenzen, wie man sie stets in der Periode intensiver Tätigkeit werden sieht. Die Niere der Pulmonaten wird von diesen Autoren den echten Nephridien (grüne Drüse der Dekapoden, Segmentalorgane der Anneliden, Nieren der Mollusken und Vertebraten) zugerechnet, somit fallen ihre exkretorischen Elemente unter die allgemeine, für alle Nephrocyten gegebene Charakteristik. Als konstante spezifische Merkmale jeder Nephrocyte werden daselbst eine ergastoplasmatische faserige Differenzierung im basalen Zellteil und ein Bürstenbesatz an der Oberfläche genannt (beides Merkmale, die sich gerade bei der Pulmonaten-Nephrocyte nicht, oder nur zeitweise beobachten lassen). Ueber die Ausscheidung finden wir nur die wenig aussagende Angabe: „Les cellules rénales de l'Escargot réjettent leur concrétion de guanine tout d'un bloc."

Erhebliche Unterschiede, welche im Bau der Niere zwischen verschiedenen Ordnungen der Gastropoden existieren, erlauben nicht, die Literaturangaben über die Prosobranchierniere (diejenige der Opistobranchier ist meines Wissens noch nicht histologisch untersucht gewesen) ohne weiteres für die Pulmonaten zu verwenden. Ich möchte hier nur die Arbeit von R. Perrier erwähnen (27), da mir seine Anschauung über die Ausscheidungsweise wichtig gewesen ist. Bei der Littorina littorea L., deren Niere einen für alle Monotocardien charakteristischen Bau besitzt, ist das Nierenepithel einschichtig, aber, im Gegensatz zu den Pulmo-

naten, heterocellulär. Neben exkretorischen cilienlosen Zellen kommen cilientragende Zellelemente vor, welche an der Exkretion keinen Anteil zu nehmen scheinen. Die Verteilung dieser beiden Zellarten zeigt gewisse Regelmäßigkeit: die cilientragenden sind auf die Scheitel der Drüsenfalten beschränkt, während die exkretorischen in einheitlicher Schicht die basalen Faltenteile auskleiden. Daß sich die flimmernden Zellen an der Ausscheidung nicht beteiligen, läßt sich an dem homogenen Aussehen ihres Zellplasma erkennen. Perrier schreibt ihnen gewisse Bedeutung bei der Beförderung der ausgeschiedenen Exkrete gegen das Ureterlumen zu. Seine Schilderung dieser Zellen entspricht vollständig den flimmernden Zellen des primären Ureters (s. unten). Die eigentlichen Nephrocyten würden somit nur durch die cilienlosen Zellen dargestellt, und diese sind den Nierenzellen der Pulmonaten im wesentlichen analog, indem sie ebenfalls basale bläschenförmige Zellkerne und feste Exkrete einschließende Vakuolen (hier gewöhnlich mehrere in einer Zelle) enthalten. Das Nierenepithel der Diotocardien besteht aus nur einer Zellart, welche gewissermaßen die Charaktere der beiden für die Monotocardien beschriebenen vereinigt. Die Nierenzellen enthalten hier auch basalständige, ähnlich gestaltete Kerne und ihr von Exkretkörnchen erfülltes Protoplasma (exkretorische Vakuolen werden nicht gebildet) läßt an ihrer exkretorischen Funktion nicht zweifeln; die Oberfläche trägt aber zugleich lange Cilien.

Was die Ausscheidungsweise anbetrifft, so äußert sich Perrier entschieden gegen die Annahme einer Abstoßung ganzer Zellen mit ihren Exkreten (holocrine Ausscheidung). Wo es, wie bei den Diotocardien, zur Bildung einer exkretorischen Vakuole nicht kommt und der intakt gebliebene Cilienbesatz beweist, daß eine Ausscheidung durch Dehiszenz nicht stattfinden konnte, muß die Entleerung auf osmotischem Wege sich abspielen oder die gebildeten Granuli müssen in der Zelle bis zum Tode des Individuums oder der Zelle aufgespeichert bleiben. Bei den Monotocardien scheint eine Abschnürung von Exkretbläschen vorzuherrschen. Perrier gibt von diesem Prozesse eine Schilderung, die meinen weiter zu besprechenden Helicidenpräparaten aufs genaueste entspricht; der ganze Prozeß fällt unter den van Gehuchtenschen Begriff einer vesikulären Ausscheidung.

Die besprochenen Literaturangaben zusammenfassend, bekommen wir folgendes Bild des normalen histologischen Baues einer Pulmonateneniere: Das Drüsenepithel ist im Bereich der ganzen Drüse

tief gefaltet, wodurch bedeutende Vergrößerung der sezernierenden Oberfläche erzielt wird. Der epitheliale Ueberzug der Falten ist durchweg homocellulär, d. h. er besteht nur aus gleichartigen exkretorischen Zellelementen (Indigkarmin ausscheidenden Nephrocyten). Dieselben sind zylindrisch oder kubisch mit basalständigem bläschenförmigen Zellkern und großer, den Hauptteil des Zellraumes ausfüllender Vakuole. Die Vakuole enthält in der Regel (von abweichendem Verhalten bei einigen Nacktschnecken abgesehen) geformte Exkrete, entweder in Gestalt einiger kleinen Körnchen oder eines großen kristallinischen Harnkonkrementes. Die Harnkonkremente zeigen bei verschiedenen Schneckenarten erhebliche Unterschiede in ihrer Größe, Gestaltung und chemischen Natur (tinktorielles Verhalten, s. PLATE). Am häufigsten, typisch bei Helix pomatia, erscheinen sie stark lichtbrechend, natürlich gelb gefärbt, mit radiärer, von einem dichten zentralen Kern ausgehender Streifung. Gegen die Peripherie sind sie konzentrisch geschichtet. Es wird wiederholt bemerkt, daß man kleine Exkretkörnchen zuerst basal im Protoplasma auftreten sieht und vermutet, daß die großen Harnkonkremente der terminalen Vakuole durch Verschmelzung dieser kleinen Körnchen entstehen müssen. Näheres über die Herleitung der geformten Exkrete in der Nephrocyte im allgemeinen sowohl als über ihre Ausbildung zu der typischen Form eines kristallinischen Harnkonkrementes ist aber nirgends gegeben.

Die äußere Oberfläche der Zelle sollte nach den Angaben von KEFERSTEIN einen Cilienbesatz tragen; neuere Schilderungen und Abbildungen der Pulmonatennephrocyte sprechen dafür, daß den funktionierenden Zellen (es wurden ja überhaupt nur solche berücksichtigt) eine derartige Differenzierung durchaus fehlt. Die Angaben über den Exkretionsverlauf sind wenig übereinstimmend und im allgemeinen ziemlich unklar; seitdem durch CUÉNOT die Unrichtigkeit der GIRODschen Angaben über eine holocrine Ausscheidung in der Helix-pomatia-Niere nachgewiesen wurde, wird für diese Schnecken meistens angenommen (SCHNEIDER und PRENANT, MAILLARD, BOUIN), daß die Entleerung durch Dehiszenz der äußeren Zellwand (Defäkation) stattfindet.

2. Der histologische Bau einer Helicidenniere unter normalen Verhältnissen.

a) Material und Technik.

Die Nierenepithelien bieten in verschiedenen Jahreszeiten ein sehr verschiedenes Aussehen dar. Um mich über die normalen

histologischen Verhältnisse zu orientieren, schien es mir am ratsamsten, von den Bildern einer im Herbst fixierten Niere auszugehen[1]. Die Nierentätigkeit ist in der dem Winterschlaf vorausgehenden Periode stark herabgesetzt und infolgedessen läßt sich in den Herbstpräparaten der Verlauf der Ausscheidung in allen seinen Phasen studieren.

Ich nahm zur Untersuchung 3 Helicidenarten: Helix (Helicogena) pomatia L., Helix (Arionta) arbustorum L. und H. (Fruticola) fruticum M. Die folgende Beschreibung bezieht sich auf Nierenpräparate eines am 21. Oktober getöteten H.-arbustorum-Individuum, welches 2 Tage früher noch im Freien gefunden worden war. Die Unterschiede im feineren Bau der Niere von H. arbustorum und pomatia sind so gering, daß meine Schilderung auch wohl für H. pomatia gelten kann. Etwas abweichender stellen sich diese Verhältnisse bei Helix fruticum dar.

Das Drüsengewebe der Niere wird leicht gut fixiert. Ich habe hier stets die einfachsten Fixierungsmittel gebraucht: Flemmingsche und Perennyische Flüssigkeit und konzentrierte (wässerige) Sublimatlösung mit 5 Proz. Eisessig. Die besten Resultate werden bei der Sublimatfixierung erhalten; Perennyische Flüssigkeit, die mir sonst für die meisten Molluskengewebe gute Dienste leistete, erwies sich hier als sehr unvorteilhaft.

Mit der einfachen Hämatoxylin Delafields-, Eosin-, Orange-G.-Färbung bekommt man schöne Präparate, an welchen sich alle Einzelheiten der histologischen Struktur gut sehen lassen. Gute Resultate hat mir auch Gentianaviolett mit Orange gegeben. Die mit Heidenhainschem Eisenhämatoxylin gefärbten Präparate können nur neben anders gefärbten Verwendung finden, da hier während der Beizung in alkalischen Lösungen die Harnkügelchen bis auf kleine Reste aufgelöst werden und die Vakuolenwände gewöhnlich stark zusammenschrumpfen. Sind bei Fixierung und Färbung leicht zufriedenstellende Resultate zu bekommen, so stößt man dagegen bei Herstellung der Mikrotomschnitte gewöhnlich auf bedeutende Schwierigkeiten, infolge der festen Konsistenz der Exkretkügelchen. Meine Schnitte betragen deswegen 6—9 μ; unter 6 μ ist es besonders bei den exkretüberfüllten Nieren der Schlaftiere beinahe unmöglich, gute Schnitte zu bekommen.

---

1) Der Kürze wegen will ich fortan die betreffenden Präparate „Herbstpräparate“ nennen.

b) Bau des Nierenepithels.

Wie bereits gesagt, ist der Nierensack von einschichtigem Epithel ausgekleidet. Dasselbe bildet im ganzen Bereiche der Drüse Falten, in welche das perinephridiale Bindegewebe mit reichlichen Blutlakunen hineindringt, Stützleisten bildend. Das Epithel ist homocellulär: es enthält nur die dem Typus der vakuolären Nephrocyte angehörenden Zellen. In den Herbstpräparaten zeigen die Zellen überall ein annähernd gleiches Aussehen. Es läßt sich nur bemerken, daß peripheriewärts, zwischen den dicht beieinander stehenden Falten, wohl infolge der ungünstigen Raumverhältnisse (Fig. 6, Taf. 15) das Drüsenepithel im Vergleich zu den hohen Epithelien der frei in das Drüsenlumen herabhängenden Faltenscheitel stark abgeplattet erscheint. Deswegen berücksichtige ich, zur Schilderung der cytologischen Verhältnisse übergehend, Bilder, welche diese wohlentwickelten Epithelien aus den Faltenscheiteln vorstellen. Es sind (Fig. 4, Taf. 15) zylindrische Zellen mit gut markierten Seitenplatten. Gegen die Stützleiste, somit meistens gegen die Blutlakune, sind sie von einer Basalmembran abgegrenzt, die sich hier bei Hämatoxylin-D.-Eosin-Orange-Färbung schwach rosa färbt und einen leicht wellenförmigen Verlauf besitzt. Das Zellplasma ist ausgesprochen eosinophil, grobkörnig; die Zellkerne liegen basal, sind rund oder oval, mit chromatophiler (karyogener) Membran. Ihr Chromatin zeigt in den Herbstpräparaten eine für Ruheperioden der Drüsenzellkerne typische Anordnung in kleine Körnchen oder Bläschen, die durch schwach färbbare Lininfädchen untereinander verbunden sind. In jedem Kerne liegt ein, seltener zwei Kernkörperchen, dem tinktoriellen Verhalten nach echte Plasmosomen. Bei der Häm.-Eos.-Or.-Färbung tingieren sie sich nämlich tief rotbraun, bei Gent.-Viol.-Orange hellgelb. Immer läßt sich an ihnen aber eine deutlich basophile Membran erkennen. In allen drei Zellen der Fig. 4 (Taf. 15) sieht man außerhalb der großen exkretorischen Vakuole mehr basal liegende, entweder direkt in das Protoplasma eingebettete oder von kleinen Vakuolen eingeschlossene Exkretkörnchen. Auf Grund ihres Aussehens und des Verhaltens den Farbstoffen gegenüber kann man zwei Arten von Exkretkörnchen unterscheiden: 1) die in den Herbstpräparaten in weitaus überwiegender Mehrzahl vorhandenen Körnchen einer gelbbraunen, stark lichtbrechenden Substanz, welche sich mit keinen von den von mir angewandten Farbstoffen tingiert, und 2) die viel selteneren, matten, hämatophilen, also aus organischer Substanz bestehenden Körnchen (in der mittleren Zelle der Fig. 4 heller

gezeichnet). In den terminalen exkretorischen Vakuolen sind kleinere und größere, sich blau färbende Exkretklumpen eingeschlossen, welche der Färbung nach den hämatophilen Körnchen im basalen Plasma ganz analog sind und wahrscheinlich direkt durch Verschmelzung derselben entstehen. Die braunen lichtbrechenden Körnchen dagegen findet man gewöhnlich nur basal; in den großen Vakuolen kommen sie nicht vor; der Exkretstoff, aus welchem sie bestehen, muß an der Stelle im basalen Plasma umgearbeitet werden. Sowohl in den hier berücksichtigten Präparaten der Niere von Helix arbustorum als auch in den gleichzeitigen von H. pomatia enthalten die terminalen Exkretbläschen beinahe nur Harnkörperchen der zweiten Art. Unter diesen lassen sich hier und da Kügelchen finden, welche von einem Ring glänzender schwach-gelber, oft ganz farbloser Substanz umgeben sind. In einer nur 2 Wochen später fixierten Niere von Hel. pomatia sind diese schon häufiger; es kommen auch Harnkörperchen vor, welche in dem Bau der von Schoppe gegebenen Schilderung entsprechen, indem ihre gelbe, stark lichtbrechende Substanz an der Peripherie konzentrisch geschichtet ist. Eine radiäre Streifung des Innern läßt sich dagegen nicht finden (Fig. 9, Taf. 15). Bei genauerer Betrachtung bemerkt man, daß hier die Schichten der lichtbrechenden Substanz ein zentral liegendes Körnchen umgeben, welches ähnlich den strukturlosen Harnkörperchen hämatophil und homogen ist. Wie ein Vergleich mehrerer Kügelchen beweist, werden die Schichten ganz allmählich gebildet. Man kann auch bemerken, daß die anfangs bei Bildung nur einer Schicht durchsichtige und schwach glänzende Substanz in den größeren Konkrementen immer ausgesprochener gelb gefärbt und lichtbrechend wird. Allerdings sind hier diese Bilder zu selten, als daß man sich an ihrer Hand einen genaueren Begriff über den Verlauf der Metamorphose des Harnkügelchens bilden könnte.

Die distalen Exkretvakuolen sind (vergl. Fig. 4 u. 7, Taf. 15) in den meisten Zellen einer Herbstniere nicht stark entwickelt. Oft sind sie (beide linke Zellen der Fig. 4, Taf. 15) leer oder richtiger nur von flüssigen Exkretstropfen erfüllt, sonst enthalten sie, wie gesagt, die hämatophil geformten Exkrete meist in Form eines großen Exkretklumpens, seltener (Fig. 5, Taf. 15) zahlreicher kleiner Körnchen. In der mittleren Zelle der Fig. 4 (Taf. 15) steht die terminale Vakuole noch durch ein enges Kanälchen mit einem Exkretbläschen in Verbindung, welches eben in Abschnürung begriffen zu sein scheint. Derselbe Prozeß ist an beiden übrigen

Zellen bereits abgelaufen. Alle drei Exkretbläschen zeigen deutlich eine protoplasmatische Wandung. Die Exkretkörnchen in ihrem Innern gehören dem hämatophilen Typus an.

Neben der hier abgebildeten Abschnürung von Exkretbläschen samt ihrer plasmatischen Wandung findet man in den Herbstpräparaten, und zwar ausschließlich in den Scheitelzellen, die auf den ersten Blick ziemlich verschieden erscheinende Entleerung durch Bildung winziger, nackter Exkrettröpfchen. In der Fig. 7 (Taf. 15) sieht man diese Tröpfchen durch einen breiten hellen Saum treten, welcher die Oberfläche der Zellen überzieht. Diese extracytäre Differenzierung ist in den Herbstpräparaten nur selten zu finden und scheint nur denjenigen Zellen zuzukommen, welche in ihrer funktionellen Entwickelung noch nicht weit fortgeschritten, somit noch plasmareich sind. Wo vorhanden, läßt der Saum keine Struktur erkennen, ist vollständig homogen, breit, schwach eosinophil. Sollte man nach diesen Bildern urteilen, dann wäre er wohl den echten cuticulären, amorphen Gebilden zuzurechnen. Bei der Ansammlung von flüssigen oder geformten Exkretstoffen in der terminalen Vakuole und Vergrößerung derselben gibt er dem Druck des Ektoplasmas nicht oder nur wenig nach und ist auch an den bereits abgeschnürten Exkretbläschen nirgends gut erhalten zu finden. Kleine Exkrettröpfchen können durch den Saum (Fig. 7, Taf. 15) hindurchtreten, bei der Abschnürung größerer wird er stellenweise und so allmählich an der ganzen Oberfläche abgestreift.

Ein Vergleich der Figur 7 (Taf. 15) mit der oben besprochenen Fig. 4 (Taf. 15) zeigt, daß man zwischen der tröpfchenförmigen Ausscheidung und der Abschnürung von protoplasma-bekleideten Exkretbläschen nicht scharf unterscheiden kann. Größere Exkrettröpfchen (linke Zelle der Fig. 7, Taf. 15) buchten die Zellwand vor, und ist sie dünn genug, um dem Drucke nachzugeben, dann werden sie direkt zu Exkretbläschen. Die bläschenförmige Ausscheidung ist durch die Fig. 2 und 4 (Taf. 15) klar veranschaulicht. In den Zellen der Fig. 4 (Taf. 15) scheint es sich hauptsächlich um Entleerung flüssiger Exkretstoffe zu handeln, nur in einer der terminalen Vakuolen sehen wir geformte Exkretkörnchen. Auch bei rein flüssiger Exkretion kann die Ansammlung der Exkretstoffe im basalen Zellteil beginnen — wir sehen in der Fig. 7 (Taf. 15) basal liegende kleine, mit flüssigen Exkrete gefüllten Vakuolen. Die terminale Vakuole entsteht dann durch Zusammenfließen der im Protoplasma vorgebildeten kleinen Exkrettröpfchen.

Vorgerücktere Stadien des funktionellen Lebens einer Nierenzelle werden demnach morphologisch charakterisiert durch vollständigen Schwund des extracytären Saumes und bedeutende Volumenzunahme der exkretorischen Vakuole. Hand in Hand mit diesen pflegt die Massenzunahme der geformten Exkrete zu gehen (vergl. Fig. 7, 4, 1, 2, Taf. 15). Wie bereits erwähnt, beruht dieselbe auf einer Verschmelzung der vom basalen Zellteil hierher gelangenden hämotophilen Exkretkörnchen. Wo die so gebildeten Exkretklumpen oder -kugeln eine bedeutende Größe erreicht haben, erfolgt gewöhnlich die Entleerung der Nephrocyten durch Defäkation: die stark ausgespannte protoplasmatische Vakuolenwand berstet schließlich, und die Exkretklumpen gelangen in das Drüsenlumen (Fig. 2, Taf. 15, eine der Zellen zeigt stark verdünnte Stellen in der oberen Vakuolenwandung, wo das Bersten derselben zu erwarten ist). Um diese in den Herbstpräparaten nur selten vorkommende Auscheidungsweise zu veranschaulichen, möchte ich hier die in Fig. 3 (Taf. 15) abgebildeten Nierenzellen einer im Juli getöteten Helix fruticum berücksichtigen. Die cyanophilen Exkretkörnchen — die braunen kommen hier überhaupt nicht vor — erscheinen im Inneren der geräumigen Exkretvakuolen zu großen Klumpen verschmolzen. Vom extracytären Saum ist nichts zu finden. Die Vakuolen sind gegen das Drüsenlumen nur durch äußerst dünnen plasmatischen Ueberzug abgegrenzt, es läßt sich leicht verstehen, daß bei zunehmendem Drucke innerhalb der Vakuole ein Bersten derselben stattfinden muß. Die Zellwandung kann sich darauf an der Stelle schließen, wobei dann die alte Vakuole rekonstruiert und von neuem exkretaufspeicherungsfähig wird: es geht bei der Entleerung kein oder nur sehr wenig Plasma verloren. Wenn sich der zu einer dünnen Membran ausgespannte plasmatische Vakuolenüberzug als rekonstruktionsunfähig erweist, dann wird die innere Vakuolenwand zur äußeren Zelloberfläche (Fig. 3 Taf. 15), die Reste des alten Vakuolenmantels werden abgestreift und die Zelle muß sich allmählich zu der früheren Größe durch Exkretaufspeicherung erweitern.

Dem Gesagten nach scheint eine Abhängigkeit zwischen der Ausscheidungsweise in den Nephrocyten und der Menge und Konsistenz ihrer Exkrete zu bestehen. Die tröpfchenförmige Ausscheidung kommt vor, wo die noch kleine terminale Vakuole keine oder nur spärliche Exkretkörnchen enthält, d. h., wo es sich hauptsächlich um Entleerung flüssiger Exkrete handelt. Sie ist auch nur an jungen Nephrocyten zu beobachten, an deren Oberfläche der extra-

cytäre Saum wenigstens teilweise noch erhalten ist. Bei weiter fortschreitender Tätigkeit scheint dieser langsame Prozeß nicht mehr zu genügen. Im Innern der Exkretvakuole sammeln sich zahlreicher die hämatophilen Exkretkörnchen, die Vakuole selbst wird bedeutend größer und muß auf das Ektoplasma stärkeren Druck ausüben. Dadurch, daß die plastische Vakuolenwand dem Drucke nachgibt, kommt es zur Bildung und Abschnürung von protoplasma-bekleideten Exkretbläschen, welche sehr verschiedene Größe besitzen können, von kleinen wie in der linken Zelle der Fig. 7 (Taf. 15) ausgehend bis zu Bildern wie dasjenige der Fig. 2 (Taf. 15), wo die terminale Vakuole näher seiner unteren Wand durchgeschnürt und das ganze distale Zellende in Form eines großen Bläschens abgestoßen wird.

Hier haben wir alle Formen der seit VAN GEHUCHTEN (8 und 9) so genannten vesikulären Ausscheidung, und zwar würden Bilder, wo sich gestielte Tröpfchen durch den extracytären Saum drängen, den Abbildungen und Schilderungen, welche von VAN GEHUCHTEN (8) und später von FOLKE HENSCHEN[1]) für die Darmzellen der Insekten und Mollusken gegeben wurden, analog, während die letztgenannte Umbildung der ganzen distalen Zellpartie zu einem großen Exkretbläschen mehr mit dem von DISSE geschilderten Typus der (5) vesikulären Ausscheidung übereinstimmt. An den Nephrocyten, deren Entleerung unter Bildung solcher einzelnen großen Exkretbläschen vor sich geht, fehlt schon gewöhnlich der extracytäre Saum vollständig. Ich kann es mir nur so erklären, daß er eine protektorische Differenzierung des Ektoplasmas junger Nephrocyten ist und bei der Exkretion stets einer totalen Vernichtung unterliegt.

Neben zahlreichen Bildern bläschenförmiger Ausscheidung sieht man endlich noch in den Herbstpräparaten die Entleerung durch Defäkation, und zwar dort, wo die Exkretklumpen innerhalb der Vakuole eine ansehnliche Größe erreicht haben. Zwischen diesen beiden Modi sowohl als zwischen der tröpfchen- und bläschenförmigen Ausscheidung können Uebergangsstadien vorkommen. Es erfolgt in einigen Zellen bei bedeutender Größe der terminalen Vakuole eine kuppenförmige Vorwölbung der distalen Zellpartie in das Drüsenlumen, eine vollständige Abschnürung des so ange-

1) F. HENSCHEN, Zur Kenntnis der blasenförmigen Sekretion. Anat. Hefte, I. Abt., Bd. II, 1904.

legten Exkretbläschens unterbleibt aber und die Exkrete gelangen durch Dehiszenz der Wandung desselben ins Freie.

Die Exkretentleerung in der Schneckenniere ist, wie bereits gesagt, in verschiedener Weise geschildert worden, wie ja überhaupt der Exkretionsmodus der Nierenepithelien noch Gegenstand zahlreicher Kontroversen bildet. Die MECKELsche Vermutung, daß sich die Entleerung in einer Helicidenniere durch Abschnürung von Exkretbläschen vollzieht, steht im scharfen Widerspruch mit der von KEFERSTEIN für alle Schnecken, von B. HALLER für die Prosobranchien gemachten Angabe einer holocrinen Ausscheidung. Am deutlichsten wurde diese Ansicht von GIROD in der erwähnten Arbeit über die Niere der Weinbergschnecke ausgedrückt. „La cellule excrétrice“, sagt er, „tombe avec sa vacuole chargée des substances excrétées; elle ne peut pas persister à la reconstitution de son protoplasme et jouer de nouveau un rôle excréteur. Elle est rejetée, poussée par les cellules jeunes qui se multiplient du point ou les trabécules s'insèrent sur la paroi.“

PERRIER leugnet aufs entschiedenste den holocrinen Charakter der Ausscheidung für die Prosobranchien ab. In seinen umfassenden Untersuchungen hat er nirgends Bilder gefunden, aus welchen man schließen müßte, daß eine Zellabstoßung normalerweise mit der Ausscheidung verknüpft wäre. Wo, wie in den Nephrocyten der meisten Monotocardien, Exkretvakuolen gebildet werden, sieht man dieselben sich in Form von Bläschen, welche einen dünnen plasmatischen Ueberzug tragen, vom Zelleibe abschnüren. „La cellule elle-même reste en place, se réferme et continue à fonctionner.“ Wenn sich in den Wandungen der abgeschnürten Bläschen hie und da Kerne beobachten lassen, so sind es degenerierte Elemente, welche auf diese Weise aus den Zellen entfernt werden. An ihre Stelle wandern neue Bindegewebskerne in das zurückbleibende Protoplasma ein.

Eine verbindende Stellung nimmt GARNAULT ein, der zwar die Exkretentleerung in der Niere von Valvata piscinalis mit vollständigem Untergang der Zellen verbunden findet, dabei aber auch anerkennt, daß man neben dieser typisch holocrinen auch die von PERRIER beschriebene vesikuläre Exkretion beobachten kann. SCHOPPE bemerkt, daß die Nierenzellen von Helix pomatia bei der Entleerung nicht abgestoßen werden. Die allgemeinen histologische Beschreibungen der Pulmonaten-Nephrocyte endlich (PRÉNANT, MAILLARD et BOUIN und SCHNEIDERS histologische Handbücher) scheinen eine Ausscheidung durch Dehiszenz der

äußeren Zellwandung, aber ohne Zerstörung der Zelle als Ganzes anzunehmen. SCHNEIDERS wenig klaren Ausdruck: „durch Eröffnung der Vakuole“, kann ich mir wenigstens nur in diesem Sinne deuten.

Es lassen sich die in diesen Angaben geschilderten Ausscheidungsmodi in drei Typen einteilen:

1) eine Abstoßung ganzer Zellen mit den in ihnen eingeschlossenen Exkreten,

2) eine Abschnürung von Exkretbläschen, bei welcher nur ein Teil des Plasmas verloren geht, die Zelle aber erhalten und funktionsfähig bleibt,

3) die defäkative Ausscheidung der Exkretkörnchen durch Dehiszenz der äußeren Zellwand, d. h. durch Eröffnung der terminalen Vakuole.

Die erste dieser Ausscheidungsformen kommt in der Helicidenniere unter normalen Verhältnissen nicht in Betracht. Daß GIROD in der von ihm durch Einstich in die Niere erhaltenen Flüssigkeit zahlreiche Zelltrümmer oder ganze losgetrennte Zellen finden konnte, ist ja ganz selbstverständlich. Dieses primitive grobe technische Verfahren gestattet aber durchaus nicht, aus den gefundenen Resultaten auf eine normalerweise erfolgende Abstoßung ganzer Zellen zu schließen. Hier und da kann man immer, in den Präparaten allerdings nur sehr selten, funktionell erschöpfte Zellen aus dem Epithelverbande austreten sehen. Sie sind dann aber gewöhnlich bereits exkretfrei. Auch findet man manchmal in der äußeren Wand der terminalen Vakuole oder eines sich abschnürenden Exkretbläschens Zellkerne liegen (Fig. 19, Taf. 15). Ein solches Exkretbläschen kann, nach erfolgter Abschnürung im Drüsenlumen liegend, ganze abgestoßene Zellen vortäuschen — gewöhnlich wird aber im zurückbleibenden Protoplasmakörper der Nephrocyte, noch bevor die Abschnürung des Bläschens zu Ende gekommen war, ein neuer Zellkern zu finden sein: die Zelle als Ganzes bleibt erhalten, nur entfernt sie auf diesem Wege ihren degenerierenden Zellkern [1]).

1) Ich habe die Gelegenheit gehabt, den Bau der Niere einiger weiteren Schnecken zu untersuchen — so wurden von den Landpulmonaten noch Leucochroa candidissima und Arion empiricorum zum Vergleich gebraucht, von den Opisthobranchiern kamen Scaphander liguarius L., Philine aperta L., Pleurobranchus aurantiacus RISSO und Doris tuberculata L. in Betracht. Eine ausgesprochen holocrine Ausscheidung fand ich nur bei den Opisthobranchiern,

Die beiden anderen Typen: Abschnürung von Exkretbläschen und defäkative Ausscheidung kommen, nebeneinander sowohl bei Hel. pomatia als bei H. arbustorum vor; in den Herbstpräparaten ist der erste weitaus häufiger. Dazu käme noch die in Fig. 7 (Taf. 15) und die als dem VAN GEHUCHTENschen Sekretionstypus entsprechend geschilderte Ausscheidungsform: Entleerung flüssiger Exkrete in kleinen Tröpfchen.

Das gleichzeitige Auftreten dieser verschiedenen Exkretionsmodi in einer und derselben Niere und bei durchaus homocellulärem Charakter des Nephridialepithels macht ohne weiteres klar, daß man zwischen ihnen nicht scharf unterscheiden darf. Auch läßt sich von dem tröpfchenförmigen Typus bis zu der typisch vakuolären Defäkation eine ganze Reihe von Uebergangsstadien aufstellen. Es scheint mir (was wenigstens die Niere von Helix pomatia und arbustorum in der Herbstperiode anbetrifft) wahrscheinlich, daß diese Reihe zugleich dem funktionellen Entwickelungsverlauf einer einzelnen Drüsenzelle entspricht. Als Ausgangsstadien müßten wir dann Bilder wie die der Fig. 7 (Taf. 15) betrachten. Der extracytäre Saum würde allen jungen, erst zu funktionieren beginnnenden Zellen als charakteristischer Bestandteil zukommen und vielleicht gewissermaßen die Gestaltung des Ausscheidungsprozesses in seinen ersten Stadien beeinflussen. Bei zunehmender Ansammlung von flüssigen Exkreten im distalen Zellteil nehmen auch die anfangs ganz winzigen Exkrettröpfchen an Größe zu, und da der Saum dem steigenden Drucke nicht nachgibt, wird er durchbrochen und abgestreift. Die Exkrettropfen (jetzt gewöhnlich auch Exkretkörnchen enthaltend) bedingen eine kuppenförmige Hervorwölbung des nun nackten Ektoplasmas und werden samt diesem in Form von immer größeren Bläschen abgeschnürt. Der Uebergang zu dem dritten Entleerungstypus: durch Dehiszenz der Zellwand, würde vielleicht auf einen gewissen Erschöpfungszustand der Zelle zurückzuführen sein. Der dünne plasmatische Ueberzug kann nicht mehr durch rasches Wachsen

---

hier aber bei allen genannten Formen und als vorherrschende Ausscheidungsform. In der Fig. 8 (Taf. 15) gebe ich ein Bild der Nephrocyten von Doris tuberculata. Man sieht hier, in wie frappanter Weise die Größe der Zellen von der Füllung mit Ausscheidungsprodukten abhängig ist, und wie die mit Exkretvakuolen überfüllten Zellen unter Verjüngung des basalen Zellteils aus dem Epithelverbande austreten. Geformte Exkrete waren in diesen Nephrocyten nie zu finden.

der enormen Größenzunahme der Vakuole folgen und muß ausgespannt und zerrissen werden. Daß sich diese Ausscheidungsform bei intensiver Tätigkeit für den Haushalt der Zelle viel ökonomischer erweisen muß, ist ohne weiteres klar; eine vesikuläre Exkretentleerung müßte ja, wo zur ausgiebigen Regeneration des Zellplasmas nicht genügend Zeit vorhanden ist, schnell den Untergang der Zelle herbeiführen.

Das Gesagte zusammenfassend und die besprochenen Literaturangaben zugleich berücksichtigend bekomme ich folgendes Bild des normalen cytologischen Baues einer Helicidenniere:

1) Das homocelluläre Nierenepithel besteht aus zylindrischen Nephrocyten, welche sämtlich gegen das Parenchym durch eine amorphe eosinophile Basalmembran abgegrenzt sind. Die basal liegenden chromatinarmen Zellkerne enthalten 1—2 oxychromatische Nucleolen (Plasmosomen); das Protoplasma ist stark amphophil, grobkörnig; ergastoplasmatische Differenzierungen kommen nicht vor. Junge Zellen tragen einen breiten homogenen Saum, welcher als protektorische Differenzierung vergänglicher Natur zu deuten ist.

2) Die Exkretkörnchen und Exkrettröpfchen treten zuerst basal im Protoplasma auf — erst später kommt es zur Bildung der terminalen Vakuole und Anhäufung größerer Mengen von geformten Exkreten in derselben. Unter den primären Exkretkörnchen sind zu unterscheiden die natürlich gelb gefärbten und die farblosen hämatophilen. Die ersten werden an der Stelle im basalen Plasma aufgelöst und umgearbeitet — die hämatophilen gelangen direkt (d. h. ohne eine Veränderung zu erfahren) in die terminale Vakuole, durch Verschmelzung die strukturlosen Harnkörperchen bildend. Dieselben scheinen sich allmählich in die kristallinischen Harnkügelchen umzuwandeln, indem sich um das zentralliegende hämatophile Körperchen Schichten einer durchsichtigen oder gelben stark lichtbrechenden Substanz konzentrisch anlagern.

3) Die Exkretionsform variiert je nach der Natur, Konsistenz und Menge der Ausscheidungsprodukte. Die tröpfchenförmige, bläschenförmige (vesikuläre) und defäkative (vakuoläre) Ausscheidungsform können sich sukzessiv bei einer und derselben Nephrocyte folgen. Eine Abstoßung ganzer Zellen ist, wo sie zum Vorschein kommt, auf degenerative Prozesse zurückzuführen: holocrinen Charakter trägt unter den Gastropoden normalerweise nur die Opisthobranchier-Nephrocyte.

c) Bau der Ureterepithelien und der Verbindungskanälchen.

Der sekretorische Nierensack setzt sich einerseits mit dem Pericard, andererseits mit dem primären Harnleiter durch kurze, flimmernde Kanälchen in Verbindung. Daß eine offene Kommunikation zwischen dem Pericard und der Niere bei Vasopulmonaten existiert, wurde schon von Gegenbaur für sehr wahrscheinlich gehalten, Nüsslin gelang es, durch Farbstoffinjektionen vom Pericard aus sein Vorhandensein für Helix pomatia und Helix hortensis zu beweisen. Stiasny erwähnt die Flimmerung im Renopericardialgang bei der Weinbergschnecke. Rolle, welcher in der oben erwähnten Arbeit die Verbindung bei Limax argestis, Arion empiricorum und hortensis untersucht, gibt eine gute Abbildung der flimmernden Zellen des Renopericardialganges. Seine Beschreibung ist ziemlich knapp, wir erfahren nur, daß das flache Pericardepithel in das zylindrische Epithel des Ganges übergeht, dessen Zellen mit langen und starken, gegen das Drüsenlumen gerichteten Cilien versehen sind.

Sowohl bei Helix pomatia als auch bei arbustorum öffnet sich der Renopericardialgang in die Niere in der Nähe ihrer vorderen Spitze auf der linken Seite unweit der Stelle, wo sich das Pericard in die Lungenvene fortsetzt. Das Epithel besteht im ganzen Kanälchen aus hohen Zellen mit homogenem, basichromatischem Zellplasma und basalem oder mittelständigem Kerne. Die in Rolles Abbildungen dieser Zellen von Limax deutlich zu erkennende äußere Schlußleiste kommt hier nicht vor, auch lassen sich an den Wimperwurzeln keine Basalkörperchen unterscheiden. Die Wimpern sind dichter und zarter als bei den Basommatophoren, zeigen im ganzen Verlauf des Kanälchens die Richtung gegen das Nierenlumen. Gegen das flache Pericardialepithel setzt sich die zum Wimpertrichter erweiterte Endpartie des Renopericards deutlich ab, dagegen ist der Uebergang in das sekretorische Nierenepithel ein ganz allmählicher, vermittelt von einigen Uebergangszellen (Fig. 11, Taf. 16), die zwar keine Cilien mehr tragen, sonst aber die Höhe und Gestalt der Renopericardzellen noch behalten und sich durch intensive Färbbarkeit des Protoplasmas von den weiter liegenden exkretorischen Zellen unterscheiden.

Die funktionelle Bedeutung des Renopericardialgangs ist uns bei den Stylommatophoren unklar, da hier das Pericard einer, noch bei den Basommatophoren vorhandenen, exkretorischen Tätigkeit

entbehrt. Jedenfalls bekommt man bei Betrachtung dieser Präparate keineswegs den Eindruck, als würde es sich um ein rudimentäres, funktionslos gewordenes Organ handeln. Das Zentrallumen ist überall gut entwickelt, das Vorhandensein und die bestimmte Richtung der langen Cilien scheinen vielmehr für seine physiologische Dignität zu sprechen. Ontogenetisch wird dieses Kanälchen erst in zweiter Linie, auf relativ späten Entwickelungsstadien, gebildet, was ja auch für seine auch bei diesen Schnecken bestehende Bedeutung spricht.

Der Anfangsteil des primären Harnleiters bildet eine flache breite Tasche, welche, die Nierenspitze von unten und vorne umfassend, bis in die unmittelbare Nähe des Pericards reicht. Bei einer oberflächlichen Betrachtung scheint es, daß sich der stark verjüngte Nierensack unmittelbar und allmählich in den Anfangsteil des primären Ureters fortsetzt. Erst an Schnitten durch diese Gegend sieht man, daß hier ein äußerst zartes Kanälchen die Verbindung vermittelt, während sonst die Nierenspitze gegen die Uretertasche vom perinephridialen Bindegewebe abgegrenzt wird. Das Kanälchen liegt am Grunde des Drüsensackes nach unten (vorne) von dem Nephrostoma verschoben, läßt sich leicht finden, da die Drüsenfalten der dorsalen und der seitlichen Nierenflächen gegen seine Ursprungsstelle konvergieren. Die Grenzen zwischen dem exkretorischen Epithel und demjenigen des Kanälchens sind hier noch undeutlicher als beim Renopericardialgang. Vor der Einmündung liegt in der ventralen Nierenfläche eine ziemlich lange Strecke flimmernden Epithels. Das Kanälchen ist sehr englumig, von kubischen Zellen ausgekleidet, die dicht aneinandergedrängt und stark färbbar sind, so daß sich ihre Seitenplatten oft nicht gut unterscheiden lassen (Fig. 12, Taf. 16). Die Oberfläche trägt überall einen kurzen und dicken Cilienbesatz, welcher nicht so schön entwickelt ist wie im Renopericardkanal, aber doch ganz deutlich zum Vorschein kommt, so daß man sich die Stiasnysche Angabe über ein „nicht drüsiges, nicht flimmerndes Epithel“ nur dadurch erklären kann, daß die zarten Cilien bei Untersuchung frischer Epithelien leicht übersehen werden können. Im oberen Teil des Kanälchens zeigen die Cilien eine aufrechte Stellung, im unteren sind sie dem Ureterlumen zugekehrt.

Im histologischen Bau unterscheidet sich der Anfangsteil des Harnleiters — ich möchte für ihn den Namen der Uretertasche beibehalten — von dem weiteren, rückläufigen Schenkel ganz erheblich. Die epitheliale Auskleidung bleibt derjenigen des Ver-

verbindungskanälchens ähnlich: kubische Epithelzellen mit undeutlichen Zellgrenzen und kleinen, chromatinarmen Kernen, das Zellplasma basichromatisch und homogen, nur ist der Cilienbesatz verloren. Sehr auffallend und nur für diesen Teil der Leitungswege charakteristisch ist die große Menge der im umgebenden Bindegewebe, zum Teil aber auch zwischen den Epithelzellen, liegenden einzelnen oder zu Paketen vereinigten Schleimdrüsen.

Auf den rückläufigen Ureterschenkel läßt sich die Beschreibung anwenden, welche uns Plate für das Ureterepithel der Janelliden und Daudebardia-Arten gegeben hat. Plate findet hier bei Janelliden 2 Zellarten: die, von ihm so genannten, flimmernden Kalottenzellen und die cilienlosen zylindrischen Deckzellen. Die Kerne der letzten Zellart sind von hellen Plasmahöfen umgeben, im übrigen peripheren Zellplasma bildet sich eine lamellöse Struktur aus, wobei die Lamellen der benachbarten Zellen tief ineinander greifen können, so daß nur schmale Intercellularspalten bestehen bleiben. Diese Lamellen, bemerkt Plate, können auf den Querschnitten eine Längsstreifung vortäuschen.

Die Kalotten s. Haubenzellen bilden einen charakteristischen Bestandteil des Ureterepithels bei allen von Plate untersuchten Pulmonatenarten (Janelliden, Daudebardia, Peronia, Vaginulus). Ihr Zellplasma ist dicht und feinkörnig, der kuppenförmig hervorgewölbte distale Zellteil trägt starke lange Cilien.

Wie Fig. 15 (Taf. 15) zeigt, kommen diese beiden Zellarten im Ureterepithel bei Helix arbustorum vor. Im ganzen Verlaufe des primären Harnleiters bildet das Epithel flache Querfalten, deren Größe von vorne nach hinten zunimmt. Haubenzellen liegen nur vereinzelt zwischen den streifigen Epithelzellen; meistens finden sie sich auf den Faltenscheiteln. Ihr Zelleib verjüngt sich gegen die Basalmembran in den fadenförmigen Fußteil, das Kanallumen erreicht er mit stark verbreiterter, vorgewölbter Oberfläche. Das Protoplasma ist, wie es Plate schildert, dicht und feinkörnig, ausgesprochen basichromatisch. Der Zellkern ist länglich-oval, mit dichtem Chromatingerüst, ohne oder nur mit ganz kleinen Plasmosomen; er liegt im mittleren Zellteil.

Die Cilien ragen über einen schmalen cuticulären Saum hinaus; ihre Ursprungsstellen liegen noch im Zelleib unmittelbar unter der äußeren Zellmembran, in dem hier heller und ganz homogen erscheinenden Plasma. Unter starken Vergrößerungen kann man an der Basis jeder Cilie ein scharf differenziertes Basalkörnchen (Engelmanns Fußstück) unterscheiden, welches sich durch seine

intensive Färbung mit Hämatoxylin gegen das umgebende helle Plasma abhebt und als rundes oder birnförmiges Knöpfchen erscheint. Im cilienlosen Epithel läßt die faserige Differenzierung des Zellplasmas keine eigentlichen Zellgrenzen unterscheiden. Einzelne Zellterritorien kann man nur an der regelmäßigen Verteilung der Zellkerne und Faserbündel erkennen. Die Kerne ähneln in ihrer Lage, Gestalt und Chromatinverteilung denjenigen der Kalottenzellen, differieren nur durch geringeren Chromatingehalt von ihnen. In der Umgebung der Kerne ist das Protoplasma sehr schwach färbbar, wabenförmig gebaut. Diese zirkumnucleären Gebiete sind durch ansehnliche Faserbündel voneinander getrennt, deren Fasern parallel der Längsachse der Zellen, von der Basalmembran bis an die äußere Zellhaut, an welcher sie inseriert sind, verlaufen. Letztere ist nach außen von einer vakuolär gebauten Cuticula (VIGNONsche „bordure spumeuse") überzogen. Bei starken Vergrößerungen kann man deutlich eine Reihe von hellen, runden Bläschen unterscheiden, in einer stärker färbbaren homogenen Masse eingetaucht. Schwach vergrößert kann dieser Saum leicht eine gestreifte Cuticula vortäuschen (vgl. Fig. 13 und 14, Taf. 15).

Streifige Struktur der Ureterzellen, sowie die hier vorkommende Faltenbildung können, meint ROLLE, die Annahme einer sekretorischen Tätigkeit auch in diesem Nierenabschnitt rechtfertigen (vergl. auch GIROD). Ohne diese Frage entscheiden zu können, muß ich nur bemerken, daß sich die hier vorhandene streifige Struktur mit der in den letzten Jahren an zahlreichen Drüsenzellen beobachteten ergastoplasmatischen streifigen Differenzierung nicht identifizieren läßt. Deutliche Insertion der Fasern an der Basalmembran einer-, an der äußeren Zellhaut andererseits, ihre leicht geschlängelte (Fig. 14, Taf. 15), aber im ganzen Verlaufe gleich dick bleibende Kontur, scharfe Individualisierung gegen das umgebende Plasma, wie auch der Mangel jeglicher Beziehungen zum Nucleus lassen nicht zweifeln, daß wir es mit mechanischer Plasmadifferenzierung, Stützfibrillen, wie sie auch sonst in Epithelien zahlreicher Leitungswege vorkommen, zu tun haben. Für eine Ausscheidung flüssiger Stoffe könnte doch andererseits das Vorkommen zahlreicher winziger Bläschen im Kanallumen sprechen, welche stellenweise die epitheliale Fläche dicht bedecken (Fig. 13, Taf. 15). Da ich aber diese Bläschen nicht in allen Präparaten finde, ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß es sich nur um — durch mangelhafte Fixierung hervorgerufene — Kunstprodukte handelt. Wenn hier eine Sekretion stattfinden soll, muß

sie sich allerdings nur auf die perinukleären Territorien beschränken. Die „bordure spumeuse“ würde dann als von kleinen Exkrettropfen durchbrochener cuticulärer Saum zu erklären sein, analog demjenigen der jungen Nephrocyten.

Im sekundären Ureter kommen die Haubenzellen nur noch im oberen Teil vor. Faltenbildung ist hier noch ausgesprochener als im primären Harnleiter; einzelne Falten sind kleiner, dagegen dichter beieinander gestellt. Indem die charakteristische streifige Struktur des primären Ureters verschwindet, werden die Zellgrenzen sichtbar; basal ist das Zellplasma fein-faserig gebaut, an der Oberfläche trägt die Zelle einen extracytären Saum: eine mächtig entwickelte strukturlose cuticuläre Schicht (Fig. 16, Taf. 15).

Eine Zusammenfassung des über die histologische Struktur des Renopericards und der Leitungswege des Nephridiums Gesagten ergibt folgendes:

1) Das Renopericardialkanälchen ist von hoch-zylindrischem, flimmerndem Epithel ausgekleidet. Dasselbe geht in das drüsige Epithel der Niere ganz allmählich über, gegen das Pericardepithel setzt es sich schärfer ab. Das Protoplasma ist dicht homogen, basichromatisch (amphophil), die Kerne basal bis mittelständig. Eine Schlußleiste (Rolle) fehlt; Basalkörperchen an den Wimperwurzeln nicht zu finden. Die starken Wimpern sind stets gegen das Nierenlumen gerichtet.

2) An dem ableitenden Teil des Nephridiums lassen sich histologisch folgende Abschnitte unterscheiden:

a) das Verbindungskanälchen zwischen dem Nierensack und der Anfangstasche des primären Ureters,
b) die Anfangstasche des primären Ureters,
c) der primäre, und
d) der sekundäre Harnleiter.

3) Das Verbindungskanälchen ist englumig, von kubischem, flimmerndem Epithel ausgekleidet, demjenigen des Renopericards ähnlich, nur mit niedrigeren Zellen und bedeutend schwächeren Cilien.

4) Dasselbe kubische Epithel kleidet die Anfangstasche des primären Ureters aus, es verliert hier aber den Cilienbesatz. Dieser Abschnitt ist charakterisiert durch eine große Menge zwischen den kubischen Zellen liegender ein- bis mehrzelliger Schleimdrüsen.

5) Im Epithel des primären Ureters kommen zwei Zellarten vor: zylindrische, nackte Deckzellen und die sogenannten Kalottenzellen mit starkem Cilienbesatz. Die Kalottenzellen sind schlank becher-, oder trichterförmig, besitzen basichromatisches, homogenes

Zellplasma und einen mittelständigen chromatinreichen Kern. Ihre äußere Oberfläche trägt einen cuticulären Saum und starke Cilien, die mit deutlichen Basalkörperchen im Ektoplasma wurzeln. Die Kerne der nackten Deckzellen sind chromatinärmer, das Protoplasma in perinukleären Höfen vakuolär gebaut und schwach färbbar, seitlich zu kräftigen Stützfasern differenziert.

6) Im sekundären Ureter ist das Vorkommen der Hauben-(Kalotten-)zellen auf den oberen Teil beschränkt; weiter unten ist das Epithel homocellulär. Sämtliche Zellen tragen hier einen mächtigen homogenen, cuticulären Saum.

d) Das perinephridiale Parenchym.

Wie gesagt, ist der Nierensack vom Parenchym der Decke der Lungenhöhle umgeben, ohne daß es zur Differenzierung einer eigentlichen Nierenhülle in diesem gekommen wäre. Verschiedene Elemente des Parenchyms dringen bei der Faltenbildung mit den Faltenstielen oft tief in das Innere der Drüse herein und spielen in den Nierenpräparaten eine wichtige Rolle. Ich will deswegen, ohne eine gründliche histologische Analyse des Schneckenparenchyms vorzunehmen, wenigstens seine hier am häufigsten vorkommende Komponente kurz schildern. In erster Linie sind es die Blutlakunen, welche, besonders in der Umgebung des primären Harnleiters, und in den Scheitelteilen ausgewachsener Drüsenfalten viel Platz in Anspruch nehmen. Wie alle lakunösen Bluträume der Schnecken entbehren sie einer spezialisierten Wandung; gegen das exkretorische Epithel sind sie durch strukturlose Basalmembranen, gegeneinander meistens durch ein unregelmäßiges, bindegewebiges Netzwerk getrennt.

Die Bluträume enthalten, neben schwach eosinophilem Blutgerinnsel, eine Anzahl von Leucocyten. In der Fig. 45 (Taf. 17) habe ich die am häufigsten vorkommenden Formen derselben zusammengestellt. Im wesentlichen lassen sich die kleinen runden Blutzellen mit bläschenförmigen Kernen und homogenem eosinophilen Plasma von den typischen Amöbocyten unterscheiden (in der Fig. 45, Taf. 17 die rechts oben liegenden Zellen), deren protoplasmatischer Körper formveränderlich ist, sich amphophil, leicht zur Basophilie neigend tingiert und hier oft Exkretkörnchen enthält (im Bereich der Nierendrüse meistens die oben genannten braunen, lichtbrechenden Körnchen). Der Kern der Amöbocyten ist chromatinreicher, wobei das Chromatin, welches in den runden Lymphzellen wie in den Nephrocyten der Herbstpräparate in kleinen Bläschen

verteilt ist, hier ein dichtes Netzwerk bildet. Auch in der Gestalt unterscheiden sich die Kerne, indem sie hier länglich oval, manchmal hufeisenförmig oder gelappt sind.

Es wurde seit langem die Frage aufgestellt, ob man es bei den verschiedenen Formen der Lymphzellen der Vertebraten wie der Wirbellosen mit genetisch verschiedenen Gebilden oder nur mit Entwickelungstadien monophyletisch entstandener Zellen zu tun hätte. Dubosq[1]) wollte, auf Grund seiner Untersuchungen der Hämolymphe der Chilopoden, zwei verschiedene Arten von Lymphzellen unterscheiden: Kleine Lymphzellen, die sämtlich durch die lymphogenen Organe (Kowalewskys Körperchen bei Chilopoden) geliefert werden, und größere, mitotisch sich vermehrende Leucocyten, welche verschiedene Granulaarten enthalten können. Diese zwei Gruppen würden der von Ehrlich für die Vertebraten gegebenen Einteilung in die lymphogene und myelogene Lymphocytenserie entsprechen. In den letzten Jahren mehren sich aber Angaben, welche gegen eine pluralistische Theorie der Lymphocytenbildung sprechen. Ich möchte hier nur die Arbeit von Frl. A. Drzewina[2]) über die Lymphkörnchen der Ichthyopsiden und besonders die neuerdings erschienene, gründliche und umfassende Untersuchung dieser Zellen bei sämtlichen Evertebratenklassen von M. Kollmann erwähnen (16). Die Resultate seiner massenhaft durchgeführten Beobachtungen zusammenfassend, kommt Kollmann zu dem Schlusse, daß „les leucocytes des Invertebrés constituent une série cellulaire essentiellement monophyletique“.

„Dans presque tous les cas que j'ai étudié on est en présence d'une série ininterrompue de stades intermédiaires entre un lymphocyte et un mononucléaire“ (runde Jugendformen mit bläschenförmigen Kernen) „on passe insensiblement d'un élément à noyau arrondi à un élément dont le noyau présente en apparence les mêmes caractères et dont le cytoplasme est fort bien développé.“ Die oben geschilderten eosinophilen Zellen in der Hämolymphe meiner Schnecken würden demnach Jugendstadien, die spindel- oder amöbenförmigen ausgewachsene Formen darstellen. Die exkretorische Funktion kommt nur diesen zu, Kollmann erwähnt, daß bei allen Gastropoden[3]) die bei den übrigen Mollusken vertretenen

1) s. Kollmann (16).

2) Drzewina, A., Contribution à l'étude du tissu lymphoide des Ichtyopsidés. Arch. zool. exp. et gén., 4. sér., Vol. III, 1905.

3) Mit Ausnahme der Paludina vivipara.

granulierten Lymphocyten (Fermentkörnchen enthaltend) fehlen; daß man aber in den älteren Zellen hier oft Exkretkörnchen finden kann. „Les grains d'excrétion sont très fréquents. Les éléments sanguins des Gastéropodes ont vraisemblablement un rôle excréteur.“

Lassen sich einerseits leicht Uebergangsstadien zwischen den kleinen runden Lymphocyten und den Wanderzellen auffinden, so trifft man andererseits auf Bilder, welche die Vermutung hervorrufen, daß sich diese eosinophilen Jugendstadien auch in anderer Richtung differenzieren können. Es kommen nämlich, wenn auch selten, Leukocyten vor, die sich in ihrer Gestalt und dem Aussehen ihrer Kerne mit den eosinophilen analog verhalten, daneben aber amphophil, plasmareicher und dementsprechend größer erscheinen, bis zu Riesenformen, der in der Fig. 45 (Taf. 17) abgebildeten Zelle ähnlich. Ist diese bedeutende Größe erreicht, dann scheint das Protoplasma oft vakuolisiert und die Zelle gewinnt eine auffallende Aehnlichkeit mit einigen Leydigschen Zellen. Ohne über die Endstadien dieser Differenzierungsrichtung der eosinophilen Lymphocyten etwas Bestimmtes sagen zu können, muß ich nur bemerken, daß ich nie an runden amphophilen Zellen eine Pseudopodienbildung oder Formveränderung der Kernbläschen beobachten konnte, daß somit Uebergangsformen zwischen ihnen und den ausgewachsenen Amöbocyten fehlen und es sich wirklich um zwei verschiedene Differenzierungsrichtungen der eosinophilen Ausgangsformen handeln muß.

Das bindegewebige perinephridiale Geflecht besteht zum Teil aus stern- oder spindelförmigen Bindegewebszellen wie in der Umgebung des primären Harnleiters (Fig. 49, Taf. 17), zum Teil erscheint es strukturlos mit unregelmäßig zerstreuten kleinen ovalen Bindegewebskernen. Hier und da liegen in diesem Netzwerke an der Peripherie der Drüse die großen Ganglienzellen (Fig. 46, Taf. 17) und, besonders reichlich bei H. arbustorum, zwischen dem Nierengewebe und dem äußeren Körperepithel die in ihrer Form und Größe stark variierenden Pigmentzellen (Fig. 25, Taf. 16). Von den Drüsenzellen des Parenchyms, welche nicht nur an der Peripherie, sondern auch tief im Innern der Drüse in den Faltenstielen vorkommen, sind zu nennen: die Kugel-, die Leydigschen und die mucoiden, resp. cystenförmigen Zellen.

Die Kugelzellen (Fig. 51, Taf. 17) sind leicht erkennbar an der Form und Größe ihrer Sekretgranula und an ihrer Plasmaarmut. Vom protoplasmatischen Körper dieser Zellen ist nämlich nur eine äußerst zarte ektoplasmatische Membran geblieben, welche

einen wandständigen, chromatinreichen Kern und eine Anzahl großer, homogener, mit Hämatoxylin sich schwach bläuender Sekretkugeln einschließt. Diese von Semper als Fett-, von Cuénot als Mastzellen der Evertebraten beschriebenen Elemente wurden neuerdings in der erwähnten Arbeit von M. Kollmann näher geschildert. Seine Beschreibung dieser „cellules sphéruleuses“ stimmt im wesentlichen mit dem Gesagten überein. Ueber ihre Bedeutung ist er der Meinung, daß wir es hier mit Reservestoffbehältern, zugleich aber wahrscheinlich mit exkretorischen Elementen zu tun haben. Daß ihnen die Bedeutung von Reservestoffbehältern zukommt, sieht er dadurch bestätigt, daß sie im Parenchym fastender Tiere verschwinden. „Contrairement à Cuénot, j'ai constaté que les cellules sphéruuleses étaient beaucoup plus rares dans le pied de deux Helix qui avaient hiverné que dans ceux qu'on examine en été. (Les deux individus avaient été conservés éveillés environ trois semaines sans aucune nourriture.)“

Mit dieser Ansicht stimmt gut überein, daß ich diese Zellen ziemlich zahlreich in meinen Herbstpräparaten, dagegen äußerst selten in letzten Stadien der Winterruhe, gar nicht mehr in den nach zweimonatiger Karenz hergestellten Präparaten finde. Welches ihr Geschick ist, nachdem sie ihren Reservestoffvorrat abgegeben haben, weiß ich nicht zu sagen; über die Genese drückt Kollmann folgende Vermutung aus: „Je ne crois pas impossible que les cellules sphérulenses ne soient que des cellules de Leydig, arrivées au dernier terme de leur évolution.“

Uebrigens ist der Begriff einer Leydigschen s. plasmatischen (s. Brock) Zelle nichts weniger als präzis; es würden, wenn man sich an verschiedene morphologische Schilderungen halten sollte, so ungefähr alle exkretorischen Zellen des Schneckenparenchyms in diese Kategorie fallen. Ich will mich hier an die Beschreibung halten, welche Pacaut und Vigier (41) geben, insofern sie die betreffenden Zellen im Parenchym der Weinbergschnecke, also an einem dem meinigen ganz nahe stehenden Material beobachtet haben. „Ce sont“, finden wir dort, „de grandes cellules, vésiculeuses et claires, à contour plus ou moins irrégulier et polygonal, limitées extérieurement par un ectoplasme très mince. A l'intérieur de cet ectoplasme, généralement au milieu de la cellule, plus rarement sur un coté se trouve le noyau.“ „Les caractères les plus remarquables de ce noyau sont donc en somme sa pauvreté en chromatine et sa petitesse en comparaison de la grandeur du corps cellulaire.“ „La cellule est remplie par un hyaloplasme aqueux qui

se colore très peu; après fixation on ne voit souvent que quelques grumeaux de matière albuminoïde coagulée, entourant partiellement le noyau, ou isolés au milieu de la cellule. A l'intérieur de cet hyaloplasme, on rencontre des granulations spéciales; dans une glande n'ayant pas sécréte depuis longtemps ces granulations sont assez régulièrement sphériques, de taille variable, en moyenne 2—3 μ; elles sont peu nombreuses, généralement isolées."

Diese Beschreibung läßt sich auf die in den Fig. 47 (Taf. 17) abgebildeten Zellen im wesentlichen gut anwenden. Eine Reihe von Uebergangsstadien verbindet diese großen, Exkretkörnchen enthaltenden Zellen mit denjenigen der Fig. 48 (Taf. 17), welche scheinbar ganz verschieden aussehen und mehr der Schilderung, die noch von Brock für diese Zellenart gegeben wurde, entsprechen, d. h. große, mit spärlichem Protoplasma überzogene Bläschen sind, in welchen der Kern wandständig liegt. Im allgemeinen ist in den Herbstpräparaten nur diese letztere Form vorhanden; während der Winterruhe werden die Zellen des Pacaut-Vigierschen Typus zahlreicher.

Ob endlich die mucoïden oder „Cystenzellen" einen gut abgegrenzten Typus bilden oder nur als eine Form der Leydigschen Zelle zu bezeichnen sind, könnte nur auf Grund einer genaueren Kenntnis des Schneckenparenchyms beantwortet werden. In gewissen Stadien ähneln sie allerdings den Leydigschen Zellen der Herbstpräparate dadurch, daß der Zelleib auch eine geräumige leere Vakuole enthält, das Protoplasma auf eine spärliche Wandbekleidung derselben reduziert erscheint. Sie sind aber auch in diesem sekretleeren Zustande leicht zu unterscheiden an ihrer bedeutenden Größe, ausgesprochener Basophilie des Protoplasmas und den großen chromatinreichen Kernen (Fig. 50, Taf. 17). Ich finde diese Zellen an vielen Stellen im Schneckenparenchym zerstreut, oft, so in der Umgebung des Zwitterganges, zu gewebeartigen Komplexen gruppiert.

Da das Bläschen in vielen dieser Zellen von einer mucinähnlichen Substanz gefüllt sein kann, habe ich sie vorläufig als mucoide Zellen bezeichnet.

Der Hauptsache nach haben wir denn im perinephridialen Parenchym folgende Elemente zu nennen:

1) Hämolymphatische Lakunen mit zwei Leukocytenformen: kleinen, runden, eosinophilen Zellen (Jugendstudien der Amöbocyten) und typischen Amöbocyten, deren Plasma sich amphophil tingiert,

2) ein strukturloses Geflecht von Bindegewebsfasern und Zellen,

3) Ganglienzellen,

4) einzellige Parenchymdrüsen, und zwar

a) Pigmentzellen,

b) Kugelzellen,

c) Leydigsche Bläschen und

d) cystenförmige Zellen.

Es ist wahrscheinlich, daß wir in den letzten drei Formen nur verschiedene Differenzierungen genetisch gleichartiger Zellen vor uns haben.

3. Einfluß der Winterschlafperiode auf den histologischen Bau der Helicidenniere.

Der weiter unten folgenden Besprechung der Veränderungen, welche sich während der Winterruhe im Nierenepithel bemerken lassen, habe ich die Nierenpräparate von 4 Helix-arbustorum-Individuen zugrunde gelegt, von welchen das erste am 15. Dezember nach einmonatlichem, das zweite am 10. Februar nach drei, das dritte am 10. März nach vier, und endlich das vierte nach künstlich verlängertem, 6 Monate dauerndem Schlafe am 16. Mai getötet wurde. In allen Fällen fand keine Schlafunterbrechung, somit keine Harnentleerung statt. Das technische Verfahren war dasselbe wie früher.

Schon der erste Blick auf die Nierenquerschnitte eines in den letzten Wochen der normalen Ruheperiode Anfangs März getöteten Helix arbustorum zeigt, daß das Drüsenlumen stark eingeengt ist. Die jetzt weit über die Mittellinie herabreichenden Drüsenfalten der dorsalen Fläche haben nicht nur an Länge zugenommen, sondern sich auch vielfach verzweigt. Das Drüsengewebe hat infolge des Wachstums der Falten, ihrer Verzweigung sowohl als auch einer Neubildung von Drüsenfalten an der peripherischen Epithelschicht, eine schwammige Struktur angenommen. Ebenso auffallend ist die Menge der Harnkonkremente, welche sich schon beim Mikrotomieren, und zwar in recht unangenehmer Weise, bemerkbar macht. Der prall gefüllte Nierensack unterscheidet sich auch makroskopisch von demjenigen einer Herbstschnecke durch seine Dicke und die helle, weißliche Farbe. Es wird somit schon bei einer makroskopischen Untersuchung der Niere aus dieser Periode ersichtlich, daß

1) ein energisches Wachstum der Drüsenepithelien während der Winterruhe stattfindet und

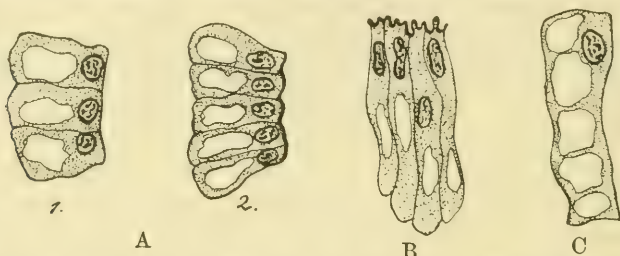
2) ihre exkretorische Tätigkeit nicht unterbrochen wird.

Bei der weiteren Untersuchung handelte es sich mir hauptsächlich darum, klarzulegen, wie sich die Exkretion bei unterbrochener Exkretentleerung gestaltet und auf welche Weise die Vermehrung der Drüsenelemente zustande kommt. Um ein Bild der cytologischen Verhältnisse im exkretorischen Epithel zu geben, will ich hier ebenfalls von der Schilderung Scheitelzellen einer der Drüsenfalte ausgehen. Die Unterschiede zwischen den Scheiteln und den basalen Teilen müssen hier bei stärkerer Einschränkung des Drüsenlumens selbstverständlich noch prägnanter werden. Außerdem schreitet in einer energisch wachsenden Falte die funktionelle Differenzierung ihrer Epithelzellen nicht in akrofugaler, wie es vielleicht zu erwarten wäre, sondern in akropetaler Richtung fort, so daß in den gewöhnlich erweiterten Scheitelteilen junge, im Beginn ihres funktionellen Lebens stehende Nephrocyten liegen. Die nicht sezernierenden oder in die Sekretionsperiode erst eintretenden Scheitelzellen sind durch ihre hoch-zylindrische Form charakterisiert (Fig. 18, Taf. 15, vergl. auch unten die Textfig. 1). Die in der Abbildung schwarz gezeichnete Basalmembran färbt sich bei der Häm.-D.-Eos.-Or.-G-Färbung intensiv gelb-orange. Sie ist mit den Herbstpräparaten verglichen, bedeutend stärker entwickelt und in ihrem ganzen Verlaufe dicht gekräuselt. An der inneren Seite — gegen die Blutlakune hin können sich ihr einige weitere, mit Eosin schwach rosa gefärbte, parallele Lamellen zugesellen, wie sie überhaupt die Begrenzung aller größeren Bluträume der Heliciden bilden. Das Zellplasma ist lockerer geworden und färbt sich infolgedessen schwächer; seine grobkörnige Struktur hat einer faserigen Platz gemacht[1]) (Fig. 18, 19, Taf. 15). Ein Vergleich dieser nach einem Nierenpräparate der im Februar getöteten Schnecke gezeichneten Figuren mit einem Bild der Nephrocyten

1) Die fibrilläre Struktur des Protoplasma wurde vielfach zu charakteristischen Merkmalen gezählt (vgl. die erwähnte Charakteristik einer Nierenzelle bei Prénant, Maillard u. Bouin). Die feinen Fasern, welche in meinen Winterpräparaten zum Vorschein kommen, scheinen aber dem tinktoriellen Verhalten nach zu ergastoplasmatischen Differenzierungen nicht zu zählen. Da sie untereinander durch unregelmäßig quer verlaufende Fädchen verbunden sind, bietet das Ganze vielmehr das Bild eines unregelmäßigen Netzwerkes, mit stark in die Länge gezogenen Maschen.

einer im Mai nach 6 Monate dauernder Ruheperiode getöteten (Fig. 21, Taf. 15) zeigt, daß die Auflockerung des Protoplasma und seine faserige Struktur im Laufe des Winterschlafes immer schärfer ausgeprägt werden.

Ein extracytärer Saum läßt sich nur stellenweise an jungen, vakuolenfreien Nephrocyten finden (Fig. 18, Taf. 15). Wo vorhanden, zeigt er eine deutliche Streifung, welche ich in meinen Herbstpräparaten bei stärksten Vergrößerungen nicht unterscheiden kann. Beim Vergleich dieser Bilder muß man den extracytären Saum als durch cuticuläre Abscheidung verklebten Bürstenbesatz bezeichnen (Vignons „cuticule striée"). Die Sache scheint mir



Textfig. 1. A 1 und 2. Nephrocyten aus dem Nierenepithel eines im Herbst getöteten normalen H. arbustorum. B Dieselben aus dem Scheitel einer Nierenfalte eines am 10. Oktober getöteten Individuums. C Dieselben aus der Niere einer 4 Monate lang hungernden Schnecke.

insofern wichtig zu sein, als die Frage nach dem Vorkommen echter Bürstenbesätze (in letztem Grunde auf ein Cilienkleid zurückführbar) bei verschiedenen Nephrocyten, und besonders nach ihrer Persistenz, immer noch offen bleibt. Sie wurden in neuerer Zeit wiederholt an den Nephrocyten sowohl der Vertebraten, als der Wirbellosen gefunden, so daß sie beinahe zu allgemeinen typischen Merkmalen der Nierenepithelien gezählt werden dürften. Was die Vertebratenniere anbetrifft, so stimmen von den älteren Angaben die mir bekannten von Nussbaum (22) und Tornier (40) darin überein, daß die Bürstenbesätze nur an normalen in der Tätigkeit begriffenen Zellen zu finden sind, bei hungernden Tieren dagegen, oder an funktionell erschöpften Zellen, vollständig verschwinden. Diese Angaben wurden dann aber von Sauer (34) aufs entschiedenste zurückgewiesen, welcher die Stäbchensäume in der Amphibienniere in allen funktionellen Stadien gut erhalten fand. Für ihre Persistenz sprechen auch die Beobachtungen von Oertel (24) und Heneage Gibbes [1]), welche das Erhalten der Cilien- und Bürsten-

1) Nur aus Oertel bekannt.

besätze in den Nieren, trotz weitgehender pathologischen Veränderungen der Nephrocyten (Oertel bei akuter krupöser und septischer Diphtherie und Heneage Gibbes bei perniziöser Anämie) bestätigt haben. Vignon (42) kommt bei vergleichenden Untersuchungen der Epithelien aller Tierklassen zu der gleichen Meinung: „la bordure en brosse est en rapport avec l'architecture même de la cellule; elle ne dépend pas de l'activité physiologique.“ Ein weiterer Kenner der Epithelien — Gurwitsch — meint, daß die Frage noch nicht eine allgemeingültige Antwort finden könne: „Wenn man einerseits zugeben muß, daß die Bürstenbesätze zu sehr delikaten Gebilden gehören und ihr Fehlen auf mangelhafter Konservierung der Präparate, somit auf Kunstprodukten beruhen kann, so sprechen aber andererseits mehrere Befunde für einen gewissen Zusammenhang des Ausbildungsstadiums der Bürstenbesätze und der Intensität der Nierentätigkeit.“ Prénant und Bouin endlich erklären die Bürsten im allgemeinen für Gebilde vergänglicher Natur: „Les bordures en brosse sont sujettes à des changements sous l'influence de l'activité cellulaire: au moment de l'excrétion quand la cellule rejette ses produits les brosses tombent ou sont repoussées de part et d'autre par le produit de sécrétion et lui livrent passage. La cellule devient nue alors et se reconstitue plus tard une nonvelle garniture ciliée.“

Auf Grund der besprochenen Bilder muß ich diese Ansicht teilen. Bereits bei Schilderung der Herbstpräparate habe ich gesagt, daß der extracytäre Saum in frühen Stadien des funktionellen Lebens einer Nephrocyte totaler Vernichtung unterliegt. An einer Homologie dieses homogenen Saumes mit dem, in den Winterpräparaten vorkommenden, gestreiften läßt ihr ähnliches Aussehen nicht zweifeln, nur muß man annehmen, daß durch reichlichere Absonderung einer cuticulären Substanz die Stäbchen vollständig verklebt und maskiert waren — hier bei geringerer Menge derselben zum Vorschein kommen. Nun sind auch die Geschicke dieser Stäbchencuticula ganz dieselben, wie der homogenen: sie wird in ersten Phasen des funktionellen Lebens abgestreift und nicht rekonstruiert; ich kann sie nur an den jungen Scheitelzellen finden.

Was die Zellkerne anbetrifft, so zeigen — was auch sonst für alle Nephrocytenkerne in der Schlafperiode gilt — die Figg. 18, 20, 22, 23 (Taf. 15), daß einzelne Chromatinkörner entweder ganz in der Bildung eines chromatischen Netzwerkes aufgehen oder wenigstens durch intensiver färbbare chromatische Fasern ver-

bunden werden: eine Anordnung, welche die Aktivitätsperiode der Drüsenkerne charakterisiert. Die Kernkörperchen sind hier merkwürdigerweise basophil; die nukleolare Substanz muß sich offenbar umgewandelt haben. Die terminalen Vakuolen sind in den hier abgebildeten Zellen noch nicht entwickelt. Die im Zellplasma zerstreuten Exkretkörnchen beweisen aber, daß die Ausscheidung schon begonnen hat. Es lassen sich hier ebenfalls die beiden Körnchenarten: natürlich braun gefärbte und hämatophile Körnchen, unterscheiden. Grundständig, in unmittelbarer Nähe der Basalmembran findet man zahlreiche kleine Vakuolen erfüllt von unregelmäßigen Körnchen oder größeren Klumpen der braunen lichtbrechenden Substanz (Fig. 18 und 20, Taf. 15). Man kann sich leicht überzeugen, daß dieselben von den Blutlakunen, resp. der bindegewebigen Stützleiste der Falten her in die Epithelzellen gelangen, und zwar kann ihr Import auf verschiedenen Wegen vor sich gehen. Man findet nämlich in den Stützleisten dieselben Körnchen entweder frei in den Blutlakunen liegen, oder aber in größeren Mengen im Zelleibe der amöboiden Wanderzellen aufgespeichert und von diesen bis in die Lakunen der Stützleiste hineingebracht. Im ersten wie im zweiten Falle müssen sie durch die Basalmembran hindurch, um in die Epithelzellen zu gelangen. Für die frei im Lumen der Lakune liegenden Körnchen geschieht es dadurch, daß die Basalmembran sich stellenweise in das Epithelplasma vorwölbt, bis zur Bildung eines mit Exkretkörnchen gefüllten Bläschens. Nach Abschnürung desselben liegt die so entstandene Exkretvakuole bereits schon im Plasma der Epithelzellen. Ihre aus der Basalmembran gebildete Wand verliert alsbald den spezifischen tinktoriellen Charakter, wird wahrscheinlich ebenso wie auch die braunen Körnchen aufgelöst. Diese Abschnürung von, durch die Basalmembran gebildeten, Bläschen läßt sich an vielen Stellen beobachten — weit schwieriger ist es, den Durchtritt der exkretbeladenen Wanderzellen durch die Basalmembran in allen Stadien zu verfolgen. Bilder wie die der Figg. 18, 20, 22, 23 (Taf. 15), wo man sie dicht über der Basalmembran, aber schon im Bereiche der Drüsenzellen, findet, scheinen für eine aktive Einwanderung zu sprechen. Sehr instruktiv ist in dieser Beziehung die Fig. 22 (Taf. 15), welche diese beiden Importmodi der Exkretkörnchen enthält. Die größere der beiden Wanderzellen steht noch in unmittelbarem Konnex mit der Basalmembran. Dieselbe erscheint hier stellenweise auf eine kaum wahrnehmbare Lamelle reduziert. Es würde hier ein typischer Fall der Diapedese vor-

liegen, allerdings scheint die Fähigkeit einer diapedestischen Einwanderung in die Drüsenepithelien auf die amöboiden Wanderzellen beschränkt zu bleiben. Eine Aufspeicherung von Exkretstoffen und Uebergabe derselben an die Nephrocyten seitens der runden Blutzellen ist mir niemals zu Gesicht gekommen. Daß hier, bei der temporären Diapedese, von präformierten Durchtrittsstellen, „Stigmen“ oder „Stomata“ im Sinne Arnolds, nicht die Rede sein kann, ist klar. Wir müssen den Wanderzellen die Fähigkeit einer stellenweisen Auflösung der Basalmembran zuschreiben. Der Import der Exkretkörnchen durch die Amöbocyten muß an exkretorische Verhältnisse erinnern, die bei vielen Wirbellosen, am typischsten wohl bei Schwämmen und Stachelhäutern, herrschen, wo ja normalerweise die Ausscheidung ausschließlich durch amöboide Wanderzellen besorgt wird. Es würde gewissermaßen einen Uebergang von der primitiven diapedetischen zu einer an höher spezialisierte Organe gebundenen Ausscheidung bilden. Die aktive Beförderung der Exkretkörnchen durch die Amöbocyten findet hier nämlich ihre Grenze im Zelleib der Nephrocyten. Man kann sie nur in basalen Zellteilen sehen; hierher gelangt, müssen sie einer degenerativen Rückbildung und Auflösung unterliegen, um sodann samt den von ihnen hier gebrachten braunen Körnchen vom Protoplasma der Nephrocyte zu dem definitiven Harnkörperchen umgearbeitet zu werden, oder aber, die Basalmembran in umgekehrter Richtung durchtretend, zurück in die Faltenlakunen gelangen. Bilder (wie dasjenige der Fig. 22, Taf. 15), wo die im Epithel liegenden Amöbocyten bereits in Auflösung betroffen zu sein scheinen, sprechen für die erste Möglichkeit. (Um eine phagocytäre Einwanderung kann es sich hier nicht handeln; in allen berücksichtigten Fällen sah ich die Amöbocyten in jungen gut erhaltenen Epithelzellen, die eben am Beginn ihrer funktionellen Entwickelung waren.) Die Differenzierung spezifischer Ausscheidungsorgane ist jedenfalls so weit durchgeführt, daß die diapedetische Ausscheidung nur ein Hilfsmittel bildet; die Nephrocyten nehmen daneben die Exkretkörnchen direkt von den Bluträumen auf. In dem distalen Zellteil (d. h. zwischen dem Zellkern und der Oberfläche) sind hier wie in den Herbstpräparaten meistens nur die hämatophilen Exkretkörnchen zu finden. Ihre Menge nimmt sowohl, als die der braunen, während der Ruheperiode zu. Die kleinsten liegen, in das Protoplasma eingebettet, in unmittelbarer Nähe des Kernes, oder, wenn sie zahlreicher sind, oft perlschnurförmig in der Längsachse der Zelle angeordnet vom Zellkern gegen die Oberfläche

(Fig. 22, Taf. 15). Bei dieser Lage sind stets die dem Kerne naheliegenden am kleinsten; distalwärts nehmen sie an Größe zu.

Wenn wir, von den geschilderten Scheitelzellen einer Drüsenfalte ausgehend, weiter basalwärts den epithelialen Ueberzug derselben durchmustern, können wir recht gut die funktionelle Entwickelung einer Nephrocyte: Größenzunahme der exkretorischen Vakuole und Ausbildung der kristallinischen Harnkügelchen — verfolgen. Wie bereits gesagt, enthält die bei ihrer Bildung ganz kleine distale Vakuole nur flüssigen Inhalt oder einige winzige cyanophile Körnchen, die zu dem hämatophilen Bildungskern des kristallinischen Konkrementes verschmelzen. Die funktionelle Entwickelung wird durch allmähliche Vergrößerung der terminalen Vakuole einerseits, andererseits durch Anlagerung konzentrischer Schichten einer gelben, lichtbrechenden Substanz an der Oberfläche des hämatophilen Bildungskörnchens charakterisiert. Dabei färbt sich dasselbe immer schwächer und scheint allmählich vollständig aufgelöst zu werden. In der Herbstniere ging dieser Prozeß nur zur Ablagerung erster glänzender Schichten, welche einen unregelmäßigen Umriß besaßen, ganz durchsichtig und farblos, selten hellgelb gefärbt waren. Es trat auch diese Schichtenbildung nur an seltenen Harnkörperchen auf. Die meisten kamen als strukturlose Exkretklumpen von sehr verschiedener Größe zur Ausscheidung. Während der Winterperiode nimmt die Menge der kristallinischen Harnkügelchen fortwährend zu; solche in amorphem Zustande sind in den letzten Wochen des Winterschlafes nur noch an Neubildungsstellen der Drüsenepithelien zu finden.

Vollständig ausgebildete kristallinische Harnkügelchen stellt die Fig. 32 (Taf 16) dar. Der organische Bildungskern ist verschwunden, seine Stelle nimmt eine strukturlose dichte Anhäufung derselben lichtbrechenden Substanz ein, aus welcher das ganze Körperchen aufgebaut ist. Letzte Spuren von Cyanophilie, welche sich an diesen zentralen Teilen noch stellenweise bemerken lassen, deuten darauf hin, daß sich hier eine allmähliche Umwandlung der cyanophilen in die lichtbrechende Substanz vollzieht. Mit zunehmender Dicke der konzentrisch geschichteten Rinde des Konkrementes tritt an ihm auch eine feine radiäre Streifung hervor [1]). Man kann dann von dem zentralen Kern ausgehend gewöhnlich folgende Schichten unterscheiden: eine innere konzentrisch ge-

---

1) Es sind nicht, wie von Behme angegeben wurde, 6—8, sondern zahlreiche dicht beieinander stehende Streifen.

schichtete, die mittlere radiär gestreifte, welche das höchste Lichtbrechungsvermögen besitzt und am ausgeprägtesten citronengelb gefärbt ist, und die äußere konzentrisch geschichtete. Die innere konzentrische Schicht ist nur an den großen Harnkonkrementen zu sehen. Sie entsteht sekundär nach Ausbildung der radiären, indem von innen her auf Kosten des hämatophilen Körnchens neue Schichten der lichtbrechenden Substanz zur Ablagerung kommen. Die letztere Entwickelungsstufe würden dann Harnkügelchen darstellen (Fig. 32 rechts, Taf. 16), welche zentral einen leeren Raum enthalten, gegen welchen sich die innere lamellöse Schicht scharf abhebt.

Der epitheliale Ueberzug der Falten ist in den Scheitelteilen, ähnlich wie im gesamten Bereich einer Herbstniere, einschichtig. Weiter peripheriewärts geht er in ein mehrschichtiges, oft ansehnliche Dicke erreichendes Polster über, dessen plasmaarme Zellelemente auf dem Querschnitte das Bild eines grobmaschigen Netzwerkes ergeben. Einzelne Zellgrenzen sind kaum mehr zu unterscheiden — alle Maschenräume enthalten die hellglänzenden Harnkügelchen. Eigentlich bewahrt nur die unterste, der Basalmembran aufliegende Zellreihe ihren ursprünglichen Charakter kubischer Zellen mit basalständigen Kernen. Weiter nach oben besteht das Gewebe teils aus funktionell erschöpften und aus der normalen Lage herausgedrängten Zellen, welche dann gewöhnlich auf eine dünne Vakuolenwand reduziert erscheinen, teils aus mehreren Schichten von Exkretvakuolen, deren Abschnürung vom Zelleib unterblieben ist. In den meisten Nephrocyten findet nämlich keine Entleerung oder Abschnürung der Vakuolen statt. Die vollständige Unterbrechung der Harnentleerung in den Wintermonaten würde ja auch kaum ohne wesentliche Schädigung des ganzen Organes möglich sein, wenn sich die festen Harnbestandteile einfach im Drüsenlumen anhäufen sollten. Die Niere muß zu einem exkretspeichernden Organe werden, und dieser Funktion passen sich die einzelnen Nephrocyten dadurch an, daß jede von ihnen zum Behälter einer ganzen Reihe von sukzessiv entwickelten großen Exkretvakuolen mit Harnkügelchen wird. Die Fig. 22 (Taf. 15) mag das Gesagte erläutern. Die drei reihenförmig in der Längsachse der Zelle angeordneten Vakuolen erfüllen den Zelleib vollständig und dehnen ihn bedeutend in die Länge aus[1]). Das fein-

1) Wenn wir besonders diese exkretbeladenen Zellen aus den Märzpräparaten (Fig. 28, Taf. 16) betrachten, sehen wir deutlich, daß bei Anpassung an diese neue Funktion des Harnspeichers eine

faserige Protoplasma umgibt den basalständigen Kern in sehr geringer Menge und bildet einen dünen Wandbeleg der Vakuolen. Erstreckt sich diese Exkretaufspeicherung auf eine Reihe benachbarter Zellen, dann wird selbstverständlich der ursprüngliche Bau einer unregelmäßigen netzförmigen Struktur Platz machen. Dem plasmatischen Gerüst dieses Netzwerkes bleibt aber, neben der rein mechanischen Bedeutung eines Exkretbehälters, noch bis in die spätesten Stadien der Winterruhe seine exkretorische Fähigkeit erhalten. Es setzt sich nämlich das Größerwerden der Harnkügelchen durch Apposition neuer Schichten bis in die letzten Tage der Winterruhe fort. Auch sind gewöhnlich die der Reihe der Kerne oder der Basalmembran am nächsten liegenden Konkremente, auch wenn sie schon die typische Gestaltung erreicht haben, etwas kleiner als diejenigen, welche in den distalen, somit früher gebildeten Vakuolen eingeschlossen sind.

Da eine Eröffnung oder Abschnürung von Exkretvakuolen in der Regel in dieser Periode unterbleibt, ist das Auftreten freier Harnkonkremente im Drüsenlumen wahrscheinlich auf die stellenweise stattfindenden Degenerationserscheinungen im Drüsenepithel zurückzuführen. Ganze Gruppen von Zellen samt ihren Kernen können nämlich aus dem Epithelverbande gelöst werden und in das Drüsenlumen geraten. Diese Massenabstoßung der funktionell erschöpften Epithelelemente findet einfach dadurch statt, daß sich in dem oben geschilderten vielschichtigen Ueberzug einer Drüsenfalte die unterste auf der Basalmembran lagernde Zellreihe gegen das übrige Netzwerk durch schärfere Zellmembranen abgrenzt. Die Fig. 24 (Taf. 16) stellt eine derartige Abtrennung einer ganzen Epithelpartie, die hier am Faltenscheitel erfolgt, dar. Dem typisch-zylindrischen Epithel, welches in einschichtiger Anordnung den seitlichen Ueberzug der Falte bildet, ist eine Gruppe von plasmatischen Waben mit einigen Zellkernen und großen Harnkügelchen in den Waben angelagert. Aus der Lage dieser zu netzartigem Syncytium umgebildeter Epithelpartie ist ersichtlich, daß sie früher den Scheitel der Drüsenfalte bildete. Mit ihrer Degeneration mußte sich die Wachstumsstelle seitlich verschieben.

Größenzunahme des Zellvolumens stattgefunden hat. Dieselbe darf aber nicht als Wachstum der Zelle bezeichnet werden. Eine Zunahme der protoplasmatischen Substanz, die das Wesentliche eines progressiven Zellwachstums bildet, tritt hier nicht hervor — die mechanische Ausdehnung des Zelleibes muß allmählich zu seinem Untergang führen und zählt somit zu regressiven Zellvergrößerungen.

Wir sehen jetzt unterhalb dieses degenerativ umgebildeten Epithels den Abschluß des Lakunenraumes der Stützleiste und die für die Wachstumsstellen charakteristische Ansammlung von Zellkernen. Innerhalb der in Abschnürung begriffenen Epithelpartie unterscheidet sich das Protoplasma von demjenigen der normalen Epithelien durch ihre noch geringere Färbbarkeit und körnige Struktur.

Die besprochenen Veränderungen im cytologischen Bau der Niere während der Winterperiode lassen sich folgendermaßen kurz rekapitulieren:

1) Sowohl das Protoplasma wie der Zellkern resp. dessen Chromatin nehmen eine für intensive Tätigkeitsstadien charakteristische Struktur an: das im Herbst feinkörnige Protoplasma wird immer ausgeprägter faserig gebaut, die körnchenförmige Anordnung des Chromatins wird zu einer netzartigen.

2) Durch starke Kräuselung der Basalmembran wird die Kontaktfläche des exkretorischen Epithels mit den Bluträumen der Stützleisten erheblich vergrößert.

3) Der direkten Aufnahme der Exkretstoffe aus der Blutlakune gesellt sich ihr Import durch die diapedetisch in die Drüsenepithelien hineinwandernden und hier degenerierenden Amöbocyten zu.

4) Da bei ununterbrochener Exkretentleerung und der intensiven Tätigkeit die Drüse zum harnspeichernden Organ wird, müssen sich alle einzelnen Nephrocyten zu Exkretbehältern ausbilden. Der Zelleib wird durch eine Reihe von sukzessiv sich entwickelnden Vakuolen in die Länge gezogen, die Grenzen zwischen benachbarten Zellen verwischen sich, einschichtige Struktur der Epithelien geht bei der starken Füllung mit Exkretstoffen in eine unregelmäßig syncytiale über.

Die Anpassung der Niere an ihre neue Rolle eines Exkretbehälters wird nicht nur durch Volumenzunahme einzelner Nephrocyten sondern auch durch Neubildung ganzer Zellen und Zellkomplexe erreicht. Wie bereits erwähnt, geht von der peripheren Epithelschicht auch während der Winterruhe die Neubildung von Drüsenfalten aus. Die bereits vorhandenen verzweigen sich und anastomosieren untereinander, es müssen auch neue Nephrocyten an die Stelle der degenerierenden und abgeschlossenen Zellgruppen treten.

Es mußte nun die Frage gestellt werden, woher die Ver-

mehrung der drüsigen Elemente kommt und auf welchem Wege sie erfolgt. Bei sorgfältigster Untersuchung konnte ich keine mitotische Kernteilung, ja überhaupt keine Zellteilung im üblichen Sinne im Gebiete des epithelialen Faltenüberzuges finden. Dagegen wird bald wahrgenommen, daß die Zahl der Zellkerne im allgemeinen beträchtlich zugenommen hat. An vielen Stellen, sowohl in der peripherischen Epithelschicht als auch längs der Falten, an den Verzweigungsstellen oder in den Scheitelerweiterungen derselben liegen größere und kleinere Anhäufungen von Zellkernen, die mir in Herbst- und Sommerpräparaten nie zu Gesicht gekommen waren. Die Lage dieser Zellherde kann intra- oder subepithelial sein; sie erscheinen gewöhnlich in ein protoplasmatisches Stroma eingebettet, an dem sich keine zellige Struktur wahrnehmen läßt, so daß es oft nicht leicht zu unterscheiden ist, welchem Gewebe das Ganze angehören mag.

Die Verwischung der Zellgrenzen ist eine ziemlich häufige Erscheinung in den Nierenepithelien, besonders während der Winterruhe. Schon in den Herbstpräparaten läßt es sich bemerken, daß junge, neugebildete Epithelien (Fig. 6, Taf. 15) einen syncytialen Charakter besitzen, und daß die Ausscheidung beginnen kann, bevor noch eine Individualisierung der Zellterritorien durchgeführt wurde. Solche Epithelpartien mit noch nicht ausgebildeten Zellgrenzen und stark färbbarem Protoplasma kommen dort nur basal, zwischen den Drüsenfalten vor. In den Winterpräparaten werden bei zunehmender Intensität der Wachstumsprozesse im Drüsenepithel auch diese Bilder viel häufiger, sowohl an der peripherischen Schicht, wo neue Falten gebildet werden, als auch überall, wo es zur Verzweigung der älteren kommt. Da, wie erwähnt, beim Abschluß des funktionellen Lebens, bei überarbeiteten Zellen die Zellgrenzen auch undeutlich werden und das Gewebe den Charakter eines reich vakuolisierten, zerstreute Kerne enthaltenden Syncytiums annimmt, könnte man sagen, daß die Differenzierung einzelner Nephrocyten im syncytial gebauten Nierenepithel nur an eine bestimmte Periode der Ausscheidungstätigkeit gebunden ist. Man müßte dann weiter einen Einfluß der Winterruhe auf die Verkürzung dieser Periode konstatieren, indem hier einerseits der Beginn der Ausscheidung viel häufiger der Differenzierung einzelner Zellterritorien vorauseilt, andererseits die syncytiale Verschmelzung stark vakuolisierter Zellen viel früher eintritt, ja zu einer allgemeinen Regel wird, während sie bei den frei harnausscheidenden Nieren nur ausnahmsweise zu beobachten

war. Das protoplasmatische Syncytium der überarbeiteten Nierenepithelien läßt sich von demjenigen, welchem noch eine Differenzierung bevorsteht, leicht unterscheiden dadurch, daß es faserig gebaut und viel lockerer, infolgedessen nur schwach färbbar ist, während sich das andere intensiv amphophil tingiert und nahezu homogen erscheint. Die syncytialen protoplasmatischen Territorien mit Anhäufungen von Zellkernen, welche ich, insofern sie an den Wachstumsstellen vorkommen, Bildungsherde nennen möchte, zeigen ziemliche Verschiedenheiten bezüglich Größe und Aussehen, je nach ihrer Entstehungsstelle, der Größe des zur Verfügung stehenden freien Raumes und endlich, je nach dem Zustande, in welchem sich die umgebenden Epithelien befinden. Es wäre mir unmöglich, alle die hier vorkommenden Fälle zu beschreiben; im allgemeinen könnte man vielleicht intraepithelial entstehende Bildungsherde und solche, die ihrer Entstehung nach dem geordneten Epithelüberzuge der Falten nicht angehören, unterscheiden. Streng durchführbar ist allerdings diese Einteilung nicht.

Der ersten Gruppe wären dann regenerative Bildungsherde einzureihen, von denen einer in der oben besprochenen Fig. 24 (Taf. 16) abgebildet ist. Bei Degeneration der Scheitelpartie einer Drüsenfalte hat sich der lakunäre Raum des Faltenstieles unterhalb der degenerierenden Epithelien durch Verschmelzung beider seitlichen Lamellen der Falte geschlossen, und es wurde eine neue, seitlich verschobene Wachstumsstelle gebildet. Dort, wo die Verschmelzung stattgefunden hat, trägt das Protoplasma einen syncytialen Charakter und ist, wie überhaupt an den Wachstumsstellen, stark färbbar. Eine Abgrenzung gegen die Faltenstiellakune durch eine Basalmembran ist noch nicht durchgeführt. In dem syncytialen Protoplasma liegen einige Zellkerne unregelmäßig zerstreut, in welchen wir vielleicht Nephrocytenkerne der hier verschmolzenen und enddifferenzierten Epithellamellen sehen dürfen.

Eine Art von Regeneration kann stattfinden, bevor es zur Abschnürung des erschöpften Epithels gekommen wäre. Das charakteristisch feinfaserige, schwach färbbare Protoplasma des ermüdeten Drüsengewebes kann sich stellenweise zusammenziehen, zur Bildung eines Syncytiums führend (Fig. 30, Taf. 16). Dasselbe grenzt sich gegen das umgebende Epithel nicht scharf ab, und bei seiner Umdifferenzierung zu neuen exkretorischen Elementen kann auch das protoplasmatische Material der nächstliegenden alten Nephrocyten allmählich gebraucht werden. Diese Stellen fallen leicht auf infolge des veränderten homogenen Cha-

rakters ihres Protoplasmas, welches sich auch tiefer färbt, besonders aber durch die Ansammlung zahlreicher kleiner, chromatinarmer Zellkerne. Wie die Fig. 30 (Taf. 16) zeigt, stehen die plasmatischen Territorien derartiger intraepithelialer Bildungsherde mit den Blut- resp. Bindegewebsräumen der Stützleisten in offener Verbindung, indem die Basalmembran stellenweise aufgelöst erscheint. Diese Fälle stimmen mit dem ersten insofern überein, als sich hier auch das Epithel an der Bildung von exkretorischen Ersatzelementen beteiligt. Der Bildungsherd ist hier aber nicht mehr rein epithelial. Eine Ansammlung zahlreicher Kerne im Faltenstiel, ihre Aehnlichkeit mit den Kernen des Bildungsherdes, endlich zahlreiche Bilder, welche ihre Einwanderung durch die breiten Oeffnungen der Basalmembran in die Epithelien und Gruppierung daselbst in allen Stadien verfolgen lassen, weisen bestimmt darauf hin, daß das Kernmaterial der Bildungsknospe von dem Faltenparenchym her stammt.

Oft kommen Bilder vor, wo man von einer Lokalisierung der Bildungsprozesse intra- oder subepithelial überhaupt nicht mehr reden kann, da eben eine Verwischung aller Grenzen zwischen dem Epithel und dem Parenchym das Charakteristische an ihnen zu sein scheint. Man findet im Faltenstiel liegende Herde von Zellkernen in ein Stroma eingebettet, welches durch eine breite plasmatische Brücke mit dem Epithelüberzuge in Verbindung steht. Dasselbe verhält sich in der Struktur und Färbung sowohl seines syncytialen Protoplasmas als auch der Kerne mit dem subepithelialen Bildungsherd vollkommen identisch und erweckt den Anschein einer direkten Erweiterung eines Fortsatzes desselben (Fig. 31, Taf. 16). Die unregelmäßige Anordnung der Zellkerne, welche meistens in der Verbindungsbrücke selbst oder in ihrer unmittelbaren Nähe liegen, spricht für ihre Einwanderung von dem subepithelialen Teil der Anlage her.

Endlich bleiben noch Fälle zu nennen, wo die bereits vorhandenen Drüsenepithelien keinen Anteil an einer Bildung neuer exkretorischer Zellen, oft großer Zellkomplexe nehmen. Hierher würden die Längsspaltung älterer Drüsenfalten und die Differenzierung von Nierenkanälchen in perinephridialem Bindegewebe zu rechnen sein. Eine Spaltung der Nierenfalten geht von der Stützleiste derselben, gewöhnlich von ihrem basalen Teil aus. Sie wird eingeleitet durch Entstehung einer größeren Ansammlung von Zellkernen, die im Faltenparenchym zentral liegen. Die Zellkerne ordnen sich allmählich in zwei Längsreihen an, das umgebende

Stroma grenzt sich jederseits gegen den äußeren Teil der primären Stützleiste durch eine neugebildete Basalmembran ab. Der Raum der alten Stützleiste wird infolgedessen der Länge nach in drei Teile zerlegt. Beiderseits seitlich liegen die zwei Bindegewebsstränge (neue Stützleisten), von Basalmembranen umschlossen, und zentral zwischen ihnen das spärliche syncytiale Stroma des Bildungsherdes mit in zwei Längsreihen angeordneten Zellkernen (Fig. 37, Taf. 16). Der Prozeß wird dadurch zu Ende gebracht, daß die beiden Kernreihen durch eine zuerst lückenförmig an einer Stelle zwischen ihnen auftretende und allmählich in die Länge sich dehnende Spalte voneinander getrennt werden, und daß sich im syncytialen Material des Stroma um jeden Kern Zellterritorien herausdifferenzieren (basalwärts können dieselben auch dauernd im Zusammenhang bleiben). Es ist auf diese Weise die primäre Falte durch Spaltung in zwei Tochterfalten zerlegt worden, deren einander zugekehrte neugebildete Seitenlamellen rein parenchymatösen Ursprungs sind.

Aehnlich verläuft die Differenzierung von neuem epithelartigen, sezernierenden Gewebe in dem perinephridialen Parenchym. Die Bildungsherde werden hier auch ohne Anteil der Nierenepithelien geformt, von welchen sie hier ziemlich entfernt, durch Blutlakunen und Basalmembranen getrennt bleiben können. Der Verlauf der Differenzierungsprozesse und die Anordnung der neugebildeten Nephrocyten können ziemlich verschieden sein, am häufigsten entsteht zentral im Syncytium der Anlage eine Lücke, um welche sich die Kerne kreisförmig anordnen. Nachdem nun weiter die Kerne voneinander durch Ausbildung seitlicher Zellgrenzen getrennt werden und in dem der zentralen Lücke zugekehrten Teil jeder neugebildeten Zelle Exkretkörnchen zum Vorschein kommen, ist die Entwickelung eines Nierenkanälchens vollendet (Fig. 25, Taf. 16).

In allen besprochenen Fällen wird die Umbildung durch eine Vermehrung der Kerne im subepithelialen Parenchym eingeleitet und bedingt. Wie bereits gesagt, enthält das intra- und perinephridiale Parenchym eine Reihe von verschiedenen Elementen: neben den Hämolymphlakunen mit ihren Lymphkörperchen sind es die Bindegewebszellen s. str., die eine Differenzierung derselben bildenden einzelligen Schleim- und Pigmentdrüsen und endlich die Kugel- und Leydigschen Zellen, beide genetisch wahrscheinlich von den Elementen der Hämolymphe ableitbar. Wenn man sich nun die Frage stellt, welche von diesen Zellen das Kernmaterial der Bildungsherde liefern können, so muß man selbstverständlich die

hochspezialisierten Schleim- und Pigmentzellen außer Betracht lassen. Dasselbe gilt auch für die Kugelzellen aus dem einfachen Grunde, weil sie im allgemeinen in zu geringer Anzahl vorkommen, als daß man in ihnen ein Baumaterial für die zahlreichen, oft in einer dichten Lage an der ganzen äußeren Nierenfläche aneinander gereihten Bildungsherde suchen könnte. Es waren demnach nur die Bindegewebszellen, die Leydigschen Zellen und die eigentlichen Leukocyten in Betracht zu ziehen. In den Stützleisten hat man von eigentlichem Bindegewebe nur ein unregelmäßiges Netzwerk von feinen Fasern — die Bindegewebskerne kommen gar nicht oder nur selten vor. Im perinephridialen Parenchym, wo faserige und sternförmige Bindegewebszellen zahlreich liegen konnte ich an ihnen niemals eine Teilung oder auch nur eine Gestaltveränderung der Zellkerne beobachten. Ebenso indifferent scheinen sich auch die Leydigschen Zellen gegen diese Neubildungsprozesse zu verhalten, auch wo sie in der unmittelbaren Nähe der Bildungsherde liegen. Dagegen ist es stets leicht, in der nächsten Umgebung derselben — handelt es sich um Faltenverzweigung, dann innerhalb der Stützleiste — zahlreiche in amitotischer Teilung begriffene Kerne zu finden, die man sowohl der Lage (in den Lakunen der Faltenstiele) als dem Aussehen nach mit größter Wahrscheinlichkeit als Leukocytenkerne bezeichnen kann. Stellenweise sind es noch intakte Zellen (Lymphkörperchen), die sich teilenden Kerne sind von spärlichem Protoplasma umgeben, stellenweise scheint das Protoplasma aufgelöst oder auf ein spärliches Netzwerk reduziert: die Kerne liegen frei in den Hämolymphräumen (Fig. 33, Taf. 16).

Unter den Leukocyten haben wir nach dem oben Gesagten die kleinen runden Lymphkörperchen und die Amöbocyten s. str. auseinanderzuhalten. Es ist nicht leicht, zu entscheiden, ob sich nur eines und dann welches von diesen Leukocytenstadien an den Bildungsprozessen beteiligen kann. Die spezialisierten Amöbocyten besitzen einen ansehnlichen, sich intensiv amphophil färbenden Protoplasmakörper, während wir die in der nächsten Umgebung eines Bildungsherdes liegenden oder in denselben einwandernden Kerne nur von sehr spärlichem, oft scheinbar bis auf eine plasmogene Kernmembran reduziertem Plasma eingeschlossen sehen. Stimmt dieses Merkmal einerseits mit der Armut der runden Lymphocyten an Plasma überein, so bieten hier andererseits die Kerne gewisse Unterschiede in ihrem Verhalten dar. In den runden Lymphocyten waren es bläschenförmige Elemente mit in feinen Körnchen verteiltem Chromatin, hier sind sie stark verlängert,

oft gelappt, das Chromatin zeigt seine dynamische Anordnung in ein unregelmäßiges Netzwerk. Es scheint mir am wahrscheinlichsten, daß es sich hier eben um Uebergangsstadien zwischen den beiden genannten Leukocytenformen handelt, nämlich um Leukocyten, welche sich noch nicht zu typischen Wanderzellen differenziert haben, die sich aber, mit den runden Ausgangsformen verglichen wanderungsfähiger, aktiver erweisen und deren Kern dementsprechende Veränderungen in Gestalt und Chromatinverteilung zeigt. Es wurde auch mehrmals beobachtet, daß die Aktivität der Leukocyten im allgemeinen nicht in allen Stadien ihres Lebens gleich bleibt. Prénant und Bouin bemerken, die diapedetischen Eigenschaften der Lymphkörperchen besprechend: „les globules blancs sont plus ou moins aptes à la diapédèse; il en est d'actifs et il en est d'inactifs à ce point de vue. Les amibocytes déjà bien développés, ni trop jeunes, ni trop vieux (les polynucléaires neutrophiles, disent les uns, les acidophiles selon les autres, les uns et les autres d'après certains auteurs) sont seuls capables de diapédèse, parce que seuls ils sont sensibles aux causes qui provoquent la diapédèse et parce que seuls aussi ils ont l'énergie amiboïde nécessaire pour sortir des vaisseaux."

M. Kollmann macht auch bei den zahlreichen untersuchten Wirbellosen stets die Beobachtung, daß sich nur die ausgewachsenen Lymphzellen an der Exkretion, wie auch an der Reservestoffaufspeicherung beteiligen. Er läßt die Lymphzellen der meisten Wirbellosen sich ausschließlich auf dem Wege indirekter Kernteilung vermehren. Diese Kernteilung soll auf die Jugendstadien beschränkt sein, die Kernfragmentierung dagegen, in welcher er nur eine Ausdrucksform des in Anpassung an eine intensivere Tätigkeit veränderten Kernplasmaverhältnisses sehen will, tritt ausschließlich in späteren Stadien auf, kurz — es unterscheiden sich die Jugendformen von den ausgewachsenen Lymphzellen nicht nur bezüglich ihrer Größe und Gestalt, sondern auch ihrer funktionellen Fähigkeiten.

Die Diapedese beschreibend, habe ich bemerkt, daß einer Auflösung der Basalmembran und Einwanderung in die exkretorischen Epithelien nur oder meistens die ausgewachsenen Amöbocyten fähig zu sein scheinen, an den intra- und subepithelialen Regenerationsprozessen würden sich dagegen scheinbar nur die Uebergangsformen, die „nicht alten — nicht jungen" Lymphkörperchen beteiligen. Die Vermehrung ihrer Kerne erfolgt stets auf dem Wege der Amitose. Ein strenges Auseinanderhalten der Begriffe einer Frag-

mentierung und amitotischen Teilung scheint mir ebenso schematisch wie unzweckmäßig zu sein, besonders in Fällen wie die oben beschriebenen. Das, wie auch KOLLMANN bemerkt, einzige Unterscheidungskriterium würde in einen dem Durchschnürungsprozesse des Kernes folgenden Protoplastenteilung gegeben sein; unterbleibt dieselbe, dann hätte man nach KOLLMANNS Meinung nicht mit einer Amitose, sondern mit Fragmentierung zu tun. In unseren Fällen sind die Kern- und Protoplastenteilung zeitlich getrennt; wie gesagt, bilden sich in dem die zahlreichen, auf dem Wege direkter Teilung vermehrten Kerne einschließenden Syncytium die Zellgrenzen erst sekundär aus, von den Teilungen der Kerne unabhängig. Wenn wir aber nur das Endresultat: Differenzierung neuer Zellkörper um die durch Durchschnürungsprozesse gelieferten Kerne, berücksichtigen, müssen wir in dieser Durchschnürung eine richtige Kernvermehrung, nicht nur eine Fragmentation, also bloße Gestaltveränderung, sehen. Da die physiologische Vertretbarkeit der amitotischen Teilung immer noch zu den Streitfragen zählt, habe ich mir alle Mühe gegeben, um durch sorgfältige Untersuchung der in Betracht kommenden Präparate jede Möglichkeit einer Täuschung auszuschließen. Es ist mir aber nicht möglich gewesen, die für die Mitose typische Anordnung des Chromatins oder, wo die Leukocyten plasmareicher sind, Strahlungsfiguren oder Teilungskörperchen im Plasma zu finden. Der Verlauf der Kernteilung fügt sich hier nicht bestimmten Regeln: neben unregelmäßigen, mehrfachen Fragmentierungen, welche dadurch eingeleitet werden, daß die Kerne stark ausgelappt erscheinen, treten typische hantel- oder biskuitförmige Durchschnürungsteilungen auf, bei welchen sich die Verbindungsbrücke zwischen den beiden annähernd gleich großen Tochterkernen ganz allmählich in die Länge dehnt und schmäler wird, um endlich ganz einzureißen. Einige der am häufigsten hier vorkommenden Amitoseformen sind in der Fig. 34 (Taf. 16) zusammengestellt. Die meisten Kerne werden vor der Teilung stark in die Länge gezogen, ohne daß sich dabei eine wesentliche Veränderung in der netzförmigen Anordnung des Chromatins bemerken ließe, um dann durch quer einschneidende Furchen in zwei oder drei Teilstücke zerlegt zu werden. Wo ein Nucleolus in dem Mutterkerne vorhanden war, bleibt er bei dieser einfachsten Teilung in einem, gewöhnlich dem größten mittleren Segmente — die terminal entstandenen bilden sich neue Kernkörperchen. Einen regelmäßigeren Verlauf, bis zu gewisser Aehnlichkeit mit der indirekten Kernteilung zeigt die Amitose dort, wo sie durch Zwei-

teilung des Nucleolus eingeleitet wird. Die beiden Tochterkaryosomen rücken an zwei Pole des Kernes, — da sich wenigstens einige der chromatinführenden Lininstränge an der Nukleolenmembran inserieren und bei dem Auseinanderweichen der Tochternukleolen sich zwischen ihnen ausspannen, können hier Bilder entstehen, welche man mit den Anaphasen, diesen Begriff von der Gesamtheit der Zelle auf den Innenraum des Kernes übertragend, vergleichen könnte. In der Aequatorialebene entsteht dann eine Platte, welche zur Bildung zweier Tochterkerne mit ziemlich gleichmäßiger Verteilung der chromatischen und nukleolaren Substanz führt.

Daß die amitotische Kernteilung von der Zweiteilung der Nukleolen begleitet, oder richtiger eingeleitet werden kann, ist schon in dem von Remak gegebenen Schema hervorgehoben worden und wurde auch in vielen späteren Untersuchungen, so von Hoyer, Carnoy, Nemiloff, wiederholt beobachtet. Neuerdings gab Oxner für den Verlauf der Amitose in den Kolbenzellen der Fischhaut eine Schilderung, die in bezug auf das Verhalten der Nukleolen mit dem oben Gesagten vollständig übereinstimmt (25): „Unterdessen teilt sich der Nucleolus amitotisch in zwei oder drei gleich große Nukleolen, die zunächst ganz nahe aneinander liegen. Nun fangen die durch Teilung kleiner gewordenen Nukleolen an zu wachsen, entfernen sich immer weiter voneinander, so daß schließlich der ganze Kern eine Biskuitform mit bipolar gelagerten Nukleolen annimmt" (vgl. daselbst Taf. 2, Fig. 29, 30, 31, 32).

Das Kernmaterial eines Bildungsherdes wird demnach durch meist mehrfache direkte Teilungen der im umgebenden Parenchym liegenden Kerne geliefert, die wahrscheinlich ihrem Ursprung nach den hämolymphatischen Lakunen angehören und die wir, ihre weitere Bedeutung berücksichtigend, als Ersatzkerne bezeichnen können. Nicht so klar ist die Frage über die Entstehung der protoplasmatischen Syncytiums welches diese Kerne einbettet. Wo die Lage der Herde intraepithelial ist, oder wo wenigstens eine breite Verbindungsbrücke sie mit dem Epithelium vereinigt, kann man annehmen, daß sich an der Ausbildung des syncytialen Stroma ausschließlich oder teilweise die nächstliegenden Nephrocyten-Protoplasten beteiligen. Am deutlichsten stellen sich die Sachen dort dar, wo der Regenerations- oder Neubildungsprozeß auf einer Einwanderung neuer Zellkerne von dem Faltenparenchym in das syncytial umgewandelte Protoplasma des Epithels beruht (Fig. 35, Taf. 16). In einem so entstandenen Bildungsherde muß eine

Umdifferenzierung des epithelialen Protoplasmas unter dem Einfluß der eingewanderten Zellkerne stattfinden; sie wird durch seine Rückkehr zu der homogenen Struktur und intensiver Färbbarkeit ausgedrückt. (Man muß von einer Einwanderung der Ersatzkerne sprechen, da an ihnen oft bei stärksten Vergrößerungen nichts von einem plasmatischen Mantel zu sehen ist. Soll die Annahme einer vollständigen Individualisierung der Kerne zu gewagt erscheinen, dann bliebe nur die Möglichkeit, daß hier das Protoplasma bis auf eine plasmogene Kernmembran reduziert wurde.) Es gibt Fälle, wo diese Kerneinwanderung stattfinden und zur Entwickelung neuer exkretorischen Zellen führen kann, ohne daß es zur Differenzierung eines Bildungsherdes gekommen wäre — ganz unmerklich, möchte man sagen (Fig. 35, 36, Taf. 16). Im syncytialen Material der betreffenden Epithelien beginnt nach der Einwanderung der Kerne in deren nächster Umgebung der Ausscheidungsprozeß und die Differenzierung neuer Zellterritorien. Handelt es sich, wie in den Figg. 35, 36 (Taf. 16) um Neubildung einer Drüsenfalte, dann ordnen sich allmählich die neudifferenzierten Zellen seitlich an, während in der Längsachse der Falte der Einwanderungsprozeß der Kerne fortdauern kann. Es werden auch dementsprechend in den Scheitelteilen stets die jüngsten Nephrocyten der Falte liegen: die funktionelle Differenzierung verläuft in akropetaler Richtung. In allen Fällen, wo die im Falteninnern entstandenen Bildungsherde infolge der lokalen Auflösung der Basalmembran unmittelbar mit dem Protoplasma des Epithels in Verbindung stehen, ist die Möglichkeit einer Beteiligung des Epithels an der Entstehung und dem Wachstum des Stroma nicht ausgeschlossen. Daneben haben wir aber die oben besprochenen Fälle rein parenchymatöser Bildung neuer Drüsenzellen: Längsspaltungen der Falten und Differenzierung neuer Nierenkanälchen in perinephridialem Bindgewebe. Hier ist die Möglichkeit einer Beteiligung des epithelialen Protoplasmas nicht mehr vorhanden; die Entstehung der syncytialen Stromata läßt sich hier nicht anders als durch eine Verschmelzung und Quellung der Protoplasmakörper der nächstliegenden Zellen des Parenchyms erklären. Jedenfalls könnten hier von den oben aufgezählten Elementen des Parenchyms nur Teile des strukturlosen bindegewebigen Faserwerkes in Betracht kommen; Leydigsche Zellen, wenn sie auch oft in unmittelbarer Nähe der Bildungsherde liegen, bleiben stets gegen deren Syncytium deutlich abgegrenzt. Da das bindegewebige Geflecht aber, besonders in den Stützleisten, nur sehr spärlich entwickelt ist,

scheint es am nächstliegenden, das gesamte Material der extraepithelialen Bildungsherde auf die Elemente der hämolymphatischen Lakunen zurückzuführen. Daß hier neben der Umdifferenzierung ein energisches Wachstum des protoplasmatischen Materials stattfinden muß, ist leicht ersichtlich, wenn man die bedeutenden Dimensionen der Bildungsherde betrachtet.

Vorläufig bleibt nun sicher, daß die Ersatzkerne zu dem Parenchym gehören, und zwar wahrscheinlich den hämolymphatischen Lakunen desselben, daß ihre Vermehrung auf dem Wege einer amitotischen Teilung erfolgt, und daß sie die Fähigkeit besitzen, in syncytial umgestaltete Epithelüberzüge der Drüsenfalten hineinzudringen.

Die Einwanderung der Zellkerne löst zwei wichtige Prozesse aus: die Ausscheidung der geformten Exkrete und die Differenziezierung neuer Zellterritorien. Die Ausscheidung kann einsetzen, bevor die Zellkerne regelmäßig angeordnet und durch Bildung der Zellgrenzen voneinander getrennt wurden. Schon im Stroma des Bildungsherdes findet man oft Vakuolen sowohl mit den hämatophilen als auch mit den lichtbrechenden Exkretkörnchen angefüllt, der Ausscheidungsprozeß kann sogar zur Bildung geschichteter Harnkörperchen fortschreiten, ohne daß es zur Sonderung der Zellterritorien kommt. *Die Fähigkeit einer Umarbeitung der mit dem Blute zugeführten Exkretstoffe in die typisch geformten Harnkügelchen ist somit nicht streng mit einer cellulären Struktur verknüpft*, sie bildet eine Eigenschaft des nephridialen Protoplasmas als solchen und setzt wahrscheinlich nur ein bestimmtes Mengenverhältnis zwischen dem Protoplasma und der Kernsubstanz voraus, d. h. ist von dem Vorhandensein einer genügenden Anzahl lebensfähiger Kerne abhängig.

Schon die Lagebeziehungen der Exkretkörnchen und Exkretvakuolen zum Nephrocytenkern lassen den Gedanken an seine Bedeutung bei der Ausscheidung entstehen. Die ersten Produkte der Umarbeitung der mit dem Blute zugeführten Exkretstoffe, d. h. die hämatophilen Körnchen treten nämlich zuerst in der nächsten Umgebung des Kernbläschens auf, die terminalen Vakuolen werden auch anfangs hier gebildet und rücken erst allmählich nach oben. Tritt eine vorzeitige Ausscheidung schon innerhalb des syncytialen Stromas der Bildungsherde oder in jungen Epithelien, wo die Trennung von Zellterritorien noch nicht durchgeführt ist, ein, dann liegt gewöhnlich die neu-

entstandene Exkretvakuole dicht von zahlreichen Kernen umgeben (Fig. 29, Taf. 16).

Dagegen scheint die Tatsache zu sprechen, daß sich ein direkter Anteil der Kerne an der Drüsentätigkeit der Zelle, etwa durch Auflösung der Kernmembran und Austritt geformter Kernsubstanzen in das Protoplasma ausgedrückt, wie er in den letzten Jahren bei verschiedenen Drüsen beobachtet worden ist, eben hier wie überhaupt in allen Nierenepithelien nicht sehen läßt. Ich möchte nun bemerken, daß die Erklärung dafür vielleicht schon in der Struktur der Nephrocytenkerne gegeben ist. Das Chromatin ist nämlich hier, wie auch in den ganz ähnlich gebauten Lymphocytenkernen, vorwiegend in der Kernmembran angesammelt. Diese Anordnung ermöglicht eine direkte Einwirkung des Chromatins auf die Vorgänge im umgebenden Protoplasma bei erhaltener Intaktheit des Kernbläschens. Dem erhöhten Bedürfnis nach Kontakt mit der chromatischen Substanz (bei funktioneller Erschöpfung des Protoplasmas), welches bei anderen Drüsenzellen zur Auflösung der plasmogenen Kernmembran und Austritt des Chromatins in Gestalt verschiedener Ergastoplasten führen kann, wird hier Genüge getan durch Vergrößerung der Kontaktfläche mit der chromatischen Kernmembran — durch Fragmentierung der Leukocytenkerne.

Das Gesagte zusammenfassend, komme ich zur folgenden Antwort auf die am Beginne dieses Kapitels gestellten Fragen:

1) Der Niere kommt während des Winterschlafes die Bedeutung eines Exkretspeichers zu — in Anpassung an die neue Rolle unterbleibt in den meisten Nephrocyten die Entleerung der Exkretprodukte. Die in den Vakuolen während längerer Zeit eingeschlossenen Exkretbläschen wachsen zu bedeutender Größe heran und bilden sich sämtlich zu den kristallinischen Harnkügelchen aus.

2) Eine Vermehrung der Nephrocyten findet während der Winterruhe nicht statt: Kern- oder Zellteilungen sind in dem Drüsenepithel nicht zu finden. Die intensiven Wachstumserscheinungen: Verzweigung und Neubildung der Drüsenfalten, gehen im letzten Grunde von dem Drüsenparenchym aus. In dem Bereiche des peri- und intranephridialen Parenchyms vermehren sich Kerne, die wir ihrem Aussehen und ihrer Lage nach am ehesten als Leukocytenkerne deuten können durch rasch aufeinander folgende amitotische Teilungen. Lokale Anhäufungen dieser Kerne in syncytialen Stromata, deren Entstehung zum Teil epithelial, zum Teil parenchymatös sein kann, geben Bildungsherde. Von diesen geht

die Neubildung ausscheidungs- und exkretspeicherungsfähiger Zellelemente auf.

Lokale Degenerationserscheinungen im Faltenüberzug können die Entstehung regenerativer Bildungsherde innerhalb der Stützleisten der Falten oder intraepithelial hervorrufen.

4. Einfluß des Hungers.

Um den Einfluß einer langdauernden Karenz auf den histologischen Bau der Schneckenniere mit demjenigen der Winterruhe zu vergleichen, untersuchte ich Nierenpräparate zweier Helix-arbustorum-Individuen, von welchen das erste nach zwei-, das zweite nach viermonatigem Fasten getötet wurde. Die Tiere waren in beiden Fällen ohne Wasser in trockenen Räumen gehalten, wo sie sich alsbald in ihre Gehäuse verkrochen und die membranösen Deckel gebildet haben. Wie bei der Winterruhe trat hier also auch ein Schlafzustand ein, und die Harnentleerung wurde vollständig unterbrochen; der Unterschied wäre nur darin vorhanden, daß sich auf die Winterruhe der ganze Organismus sozusagen vorbereiten kann, während hier der Schlaf unvorbereitet und inmitten einer lebhaften Tätigkeit (das Fasten begann in beiden Fällen vom 1. Juli) eintritt. Beim Herausschneiden der Drüse bemerkt man hier, wie im Winter, an ihrer Dicke und der weißlichen Farbe, daß sie mit Exkret prall gefüllt ist. Die hier noch bedeutend größere Menge der kristallinischen Harnkügelchen macht es nahezu unmöglich, gute Schnitte zu bekommen. Ich war dadurch hauptsächlich auf Präparate angewiesen, in welchen nur die peripherische Schicht des Drüsenepithels gut erhalten blieb, und die ich infolgedessen nicht in allen Punkten mit denjenigen aus der Herbst- und der Winterperiode vergleichen kann. Meine Schilderung muß sich nun auf einige cytologische Bemerkungen beschränken.

Was zunächst schon bei Betrachtung der Nierenpräparate der nach zweimonatiger Karenz getöteten Schnecke auffallen muß, ist sowohl die Armut der Epithelien an Protoplasma als die Größenzunahme und starke Chromatizität der Zellkerne. In der peripherischen Schicht wie in den Falten, die hier noch öfters erhalten bleiben, trägt das Epithel einen ausgesprochen syncytialen Charakter. Dabei verwischen sich nicht nur die Seitenplatten, welche einzelne Nephrocyten voneinander trennten, sondern auch die untere Abgrenzung des exkretorischen Epithels gegen das Bindegewebe: die Basalmembranen verschwinden vollständig. An die Stelle parenchyma-

töser, von Blutlakunen durchzogener Stützleisten mit epithelialen Ueberzügen treten meistens solide Gewebestränge mit seitlich angeordneten, enormen und nur von spärlichen plasmatischen Membranen bekleideten Exkretvakuolen; das ursprüngliche Epithel ist hier mit dem subepithelialen Bindegewebe zu einem einheitlichen Syncytium verschmolzen (Fig. 38, Taf. 16). Das Protoplasma ist stark färbbar, stellenweise homogen oder feinfaserig, stellenweise, wo es offenbar am Beginn einer Degeneration steht, durch Auftreten unregelmäßiger Lücken aufgelockert und zu einem Netzwerke umgewandelt. Die Zellkerne bleiben sich in ihrem Verhalten nicht gleich. Man kann bläschenförmige Zellkerne finden, welche in der Gestalt und Anordnung des Chromatins denjenigen normaler Nierenepithelien gleichen, nur bedeutend größer sind und infolgedessen heller erscheinen. Daneben liegen längliche, chromatinreiche, oft offenbar einer pyknotischen Degeneration nahestehende Kerne. Ueber die Verteilung dieser verschiedenen Kerne läßt sich bei dem syncytialen Charakter des Drüsengewebes nichts Bestimmtes sagen. Es scheinen mir im allgemeinen alle Kerne, welche den Exkretvakuolen dicht angeschmiegt liegen, dem zweiten Typus anzugehören — in den bläschenförmigen mit normaler Chromatinverteilung, hätten wir vielleicht die funktionell jüngeren Ersatzkerne der ursprünglichen Stützleiste zu sehen.

Wo man noch Zellgrenzen unterscheiden kann, scheinen die Zellen an Größe abgenommen zu haben, besonders ist, wie gesagt, der plasmatische Mantel der terminalen Vakuolen stark — bis auf eine kaum zu unterscheidende Membran — reduziert. Die braunen Exkretkörnchen sind reichlich vorhanden, meistens in der Nähe der Zellkerne liegend; die hämatophilen kommen hier überhaupt nicht vor. Die terminalen Vakuolen enthalten kristallinische Harnkonkremente, welche, mit denjenigen der Winterpräparate verglichen, größer und intensiver gelb gefärbt sind.

Nach viermonatigem Hungern sind dieselben Veränderungen weiter fortgeschritten. Einzelne Nephrocyten, wo man sie noch unterscheiden kann, haben an Größe stark abgenommen und sind von den enorm entwickelten Exkretvakuolen vollständig ausgefüllt. Um die Dimensionen der Nephrocyten und ihren Gehalt an Plasma in verschiedenen Perioden zu vergleichen, stelle ich in der Textfigur 1 die Umrisse von Nephrocyten zusammen, welche den peripheren Epithelschichten der Herbst-, Winter- und Hungerpräparate angehören und bei gleicher Vergrößerung gezeichnet worden sind.

Wie die Fig. 41 (Taf. 17) beweist, bezieht sich die bedeutende

Größenabnahme auch auf Zellen, welche noch nicht exkretorisch tätig waren. Die hier abgebildete Drüsenfalte ist zum Teil von jungem Epithel ausgekleidet in welchem es noch nicht zur Ausbildung der Vakuolen, überhaupt zum Auftreten der Exkretkörnchen gekommen war. Sämtliche Zellen sind stark abgeplattet, die Zellterritorien lassen sich nur an der Anordnung der Kerne unterscheiden. Dieselben sind auch in diesen Zellen hyperchromatisch und geschrumpft; die Erscheinungen der Pyknose lassen sich also in erster Linie auf den Einfluß des Hungers, nicht der anormal verlaufenden exkretorischen Tätigkeit zurückführen. Die Hyperchromatizität der Kerne hat hier — im Vergleich zu den oben besprochenen Präparaten — bedeutend zugenommen. Während in früheren Stadien der Karenz ein Teil der Kerne gequollen und dadurch anormal groß war, sind hier im Gegenteil alle Kerne kleiner geworden, oft auf einen homogenen Chromatinballen zusammengeschrumpft (Fig. 39, 40, Taf. 17). Die pyknotische Degeneration, schon in dem Dichterwerden und der Zusammensinterung der Kerne zum Ausdruck kommend, kann bis zum Zerfall derselben fortschreiten. Stellenweise (Fig. 43, Taf. 17) finden wir ganze Inseln von solchen kleinen, homogenen Zerfallsprodukten der Kerne. Es scheint mir bemerkenswert zu sein, daß auch noch diese degenerierenden Kerne und Zerfallsprodukte derselben eine funktionelle Bedeutung beibehalten können, was in ihren Lagebeziehungen zu den Exkretvakuolen und kristallinischen Harnkügelchen zum Ausdruck kommt (vergl. auch Fig. 39 und 40, Taf. 17). Der Ausscheidungsverlauf ist insofern verändert, als es meistens nicht mehr zur Ausbildung größerer Konkremente kommt; an ihre Stelle treten kleine Kügelchen derselben lichtbrechenden Substanz, gewöhnlich mehrere zu unregelmäßigen Klumpen verklebt (Fig. 41, 42 u. 44, Taf. 17) oder frei in dem Exkretbläschen liegend (Fig. 42, r. oben). Sie können überall gebildet werden, wo nur Zellkerne liegen. Neben der Neubildung von Exkretkügelchen dauert auch das Größerwerden älterer kristallinischer Konkremente fort, auch wenn der plasmatische Ueberzug der sie enthaltenden Vakuolen stark reduziert und die nächstliegenden Kerne zusammengesintert erscheinen. Der Vergleich der Harnkonkromente aus diesen Präparaten mit denjenigen einer nur 2 Monate fastenden Schnecke zeigt nämlich, daß ihre Durchschnittsgröße noch um ein weniges zugenommen hat (vergl. auch die Figg. 38 u. 40, Taf. 17). In einigen Exkretbläschen sind die Konkremente im Zerfall begriffen; die äußere konzentrisch geschichtete Haut derselben verschwindet, und ein ganzes Harn-

kügelchen wird zu unregelmäßigen Klumpen einer lichtbrechenden, fein punktierten Substanz.

Wenn wir nun diese Präparate mit denjenigen der Winterschlafperiode vergleichen, finden wir, daß hier bei derselben Erscheinung einer Ueberfüllung der Drüse mit den nicht zur Entleerung kommenden Exkreten eine Anpassung sowohl der ganzen Drüse durch Neubildungen exkretspeicherungsfähiger Zellelemente, als auch einzelner Nephrocyten durch Vergrößerung, Dehnung ihres Zellkörpers an die neue Funktion eines Exkretspeichers vollständig unterbleibt. Ein Unterschied in den Bedingungen wird auch schon dadurch gegeben, daß hier die vorausgehende Herabsetzung der Ausscheidungsintensität fehlt, welche im Herbst die Drüse gewissermaßen auf die Ruheperiode vorbereitet.

Die einzelnen Nephrocyten entbehren durchaus der Fähigkeit, durch Auflockerung ihres Protoplasmas an Volumen zuzunehmen und sodann eine Reihe von sukzessiv sich entwickelnden Exkretbläschen einzuschließen — im Gegenteil schrumpft hier das Protoplasma zusammen, wodurch die Zelle kleiner wird. Die Ausscheidungsprozesse gestalten sich unregelmäßig und führen schneller die Erschöpfung der exkretorischen Epithelien herbei, welche hier wie in den Winterpräparaten durch eine Verschmelzung einzelner Zellterritorien zu unregelmäßigen Syncytien ausgedrückt wird. Daneben treten in den Epithelien die für alle hungernden Zellen charakteristischen degenerativen Veränderungen auf: Chromatizitätzunahme und rasch fortschreitende Pyknose der Zellkerne.

Literaturverzeichnis.

1) Behme, Th., Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 55, 1889.

2) Braun, M., Ueber die Entwickelung des Harnleiters bei Helix pomatia L. Nachrichtsbl. d. Deutsch. Malakozool. Gesellschaft, Jahrg. 20, 1888.

3) Cuénot, L., Études physiol. sur les Gast. pulmonés. Arch. de Biol., T. XII, 1892.

4) — L'excrétion chez les Mollusques. Ibid., T. XVI.

5) Disse, Ueber die Veränderungen der Epithelien in der Niere bei den Harnsekreten. Anat. Hefte 92.

6) Fol, H., Études sur le dével. des Mollusques. III. Sur le dév. des Gastér. pulmonés. Arch. Zool. exp., 1879/80.

7) Garnault, Recherches anatomiques et physiol. sur le Cyclostoma elegans. Arch. Soc. Linn. Bordeaux, 1887.

8) Gehuchten, Van, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata. La Cellule, 1890.

9) — Sur l'excrétion cellulaire. Ibid., 1891.

10) Girod, P., Observ. physiol. sur le rein de la Escargot. C. R., T. CXVIII, 1894.

11) Gurwitsch, A., Morphologie und Biologie der Zelle. Jena (Gustav Fischer) 1904.

12) Haller, B., Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier. Morph. Jahrb., Bd. XI, 1885.

13) Ihering, H. v., Ueber den uropneustischen Apparat der Heliceen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLI, 1884.

14) Jacobi, Anatomische Untersuchungen an malayischen Landschnecken. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 61.

15) Joyeux-Laffuie, J., Organis. et développ. de l'Oncidie. Arch. Zool. exp., T. X, 1882.

16) Kollmann, M., Rech. sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés.. Ann. de Sc. nat. (Zool.), 9. Série, T. VIII, 1908.

17) Meckel, H., Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1846.

18) Meisenheimer, J., Entwicklung von Limax maximus. I. und II. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII—LXIII, 1896—1898.

19) Meuron, de, Sur les organes rénaux des embryons d'Helix.

20) Michaelis, Beiträge zur Kenntnis der Milchsekretion. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LI, 1898.

21) Nemilow, Zur Frage der amitotischen Teilung der Zellen. Anat. Anz., 1902.

22) Nussbaum, M., Zur Kenntnis der Nierenorgane. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVII.

23) Nüsslin, O., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Habilitationsschrift, Tübingen 1879.

24) Oertel, Ueber die Bildung von Bürstenbesätzen an den Epithelien diphtheritisch erkrankter Tiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX.

25) Oxner, M., Ueber die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische. Inaug.-Diss. (Zürich), Jena 1905.

26) Peiser, Ueber den Einfluß des Winterschlafes auf die Schilddrüse. Zeitschr. f. Biol., Bd. XLVIII, Heft 4, 1907.

27) Perrier, R., Recherch. sur l'anat. et l'histol. du rein des Gastér. prosobr. Ann. Sc. nat. (Zool.) 7. Série, T. VIII, 1890.

28) Plate, L., Beiträge zur Anatomie und Syst. der Janelliden. Zool. Jahrb., Abt. Morphol., Bd. IV.

29) — Ueber regenerative Amitose Degenerationserscheinungen und Phagocyten an den Atemröhren der Janellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LI.

30) Pötsch, O., Entwickelung von Niere, Pericard und Herz bei Planorbis corneus. Spengel, Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. XX, 1904.

31) Prénant, A., Bouin, P., Maillard, L., Traité d'histologie. T. I. Cytologie générale et speciale, Paris 1904.

32) Rabl, C., Die Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jen. Zeitschr., Bd. IX, 1875.

33) Rolle, G., Die Renopericardialverbindung bei den Nacktschnecken. Jen. Zeitschr., Bd. XLIII, Heft 2, 1907.

34) Sauer, Neue Untersuchungen über das Nierenepithel. Arch. f. mikr. Anat., 1895.

35) Schneider, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.

36) Schoppe, Die Harnkügelchen bei Wirbellosen. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. VII, 1897.

37) Stricht, Van der, Contributions à l'étude du mécanisme de la sécrétion. C. R., 1891.

38) Stiasny, G., Die Niere der Weinbergschnecke. Zool. Anz., 1903.

39) Szymkiewicz, W., Sur le développ. du cœur chez les Mollusques pulmonés. Zool. Anz., Bd. XI, 1888, p. 65—66.

40) Tornier, Ueber die Bürstenbesätze an Drüsenepithelien. Arch. f. mikr. Anat., 1886.

41) Vigier, P., et Pucaut, M., Les glandes salivaires de l'Escargot. Arch. d'Anat. micr., T. VIII, 1905/06.

42) Vignon, P., Recherches sur les épithéliums. Arch. de Zool. exp., T. IX, 1901.

Tafelerklärung.

ab Amöbocyten	*Lz* Leydigsche Zellen
bh Bildungsherde	*nl* Lumen der Niere
bm Basalmembran	*p* Pericardiallumen
cr retikuläre Cuticula	*pe* Pericardialepithel
cs Stäbchencuticula	*pz* Pigmentzellen
ek Ersatzkerne	*sdr* Schleimdrüsen
fl Faltenlakunen	*Urt* Uretertasche
lk Leukocytenkerne	*url* Lumen der Ureters

Figurenerklärung.

Sämtliche Abbildungen sind vermittels des Abbeschen Zeichenapparates von Zeiß hergestellt.

Tafel 15.

Fig. 1—9 mit Zeiß, Komp.-Ok. 6, hom. Immers. 2 mm, Ap. 1,30; Fig. 10 mit Komp.-Ok. 4 und Apochrom. 4 mm, Ap. 0,95; Fig. 11, 12 und 17 mit dem gleichen Obj. und Komp.-Ok. 6; Fig. 14 mit Komp.-Ok. 6, hom. Imm. 3 mm, Ap. 1,40; Fig. 19 mit Ok. 2, hom. Imm. 2 mm; sämtliche übrigen Figuren dieser Tafel mit dem Komp.-Ok. 6, hom. Imm. 2 mm entworfen.

Fig. 1—7. Nephrocyten aus einer im Herbst fixierten Niere von Hel. arbustorum. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Orange G. (Mit Ausnahme der Fig. 3, welche Nephrocyten aus Sommerpräparaten von Hel. fruticum, gleich fixiert, gefärbt nur mit Häm. D., darstellt.)

Fig. 8 (a, b u. c) Nephrocyten von Doris tuberculata. Bouinsche Flüssigk., Gent.-Viol., Orange.

Fig. 9. Harnkonkremente aus denselben Präparaten von Hel. arbustorum.

Fig. 10. Pericardial, und Nierenepithel bei Hel. arbustorum, durch Muskelfasern und Leydigsche Zellen getrennt. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G.

Fig. 11. Renopericardialgang derselben Schnecke. Dieselbe Fix. u. Färbung.

Fig. 12. Nieren-Harnleiter-Verbindung bei Hel. pomatia. Subl. + Eisessig, Häm. JA.

Fig. 13—17. Ureterepithelien von Hel. arbustorum. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G.

Fig. 18—23. Nierenepithelien von Hel. arbustorum, in verschiedenen Stadien der Winterruhe fixiert. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G (mit Ausnahme der mit Chromsalpeter fixierten und mit Häm. JA. gefärbten Nierenepithelien der Fig. 21).

Tafel 16.

Fig. 24—28 mit Komp.-Ok. 6, Ap. 4 mm, Ap. 0,95; Fig. 29 mit hom. Imm. 2 mm und Komp.-Ok. 4; Fig. 30 und 37 mit Komp.-Ok. 6, Ap. 4; sämtliche übrige dieser Tafel mit Komp.-Ok. 6, hom. Imm. 2 mm gezeichnet, die Figg. 24—37 (mit Ausnahme der Fig. 32) nach den Präparaten aus der Winterruhe, die Figg. 32 und 38 aus der Hungerperiode von Hel. arbustorum. Sämtliche Präparate mit Subl. + Eisessig fixiert und mit Häm. D., Eos., Or. G gefärbt.

Fig. 24. Eine Drüsenfalt emit degenerierendem Scheitel.

Fig. 25. Differenzierung neuer Drüsenkanälchen in perinephridialem Bindegewebe.

Fig. 26. Durch Verschmelzung einzelner Nephrocyten entstandenes Nephridialsyncytium.

Fig. 27. Platte Nierenepithelien aus den peripherischen Teilen der Drüse.

Fig. 28. Bildungsknospe in der peripherischen Schicht des Nierenepithels.

Fig. 29. Bildungsknospe, in deren Innerem die Ausscheidung begonnen hat.

Fig. 30. Einwanderung von Kernen aus der axialen Blutlakune einer Falte in den epithelialen Ueberzug derselben.

Fig. 31. Im Faltenstiel entstandene Bildungsknospe, durch breite plasmatische Brücke mit dem Epithel verbunden.

Fig. 32. Harnkonkremente aus Nephrocyten einer 4 Monate lang hungernden Hel. arbustorum.

Fig. 33 und 34. Amitotische Teilungen der Kerne in den Faltenstielen.

Fig. 35 und 36. Bildung neuer Drüsenfalten an der peripherischen Epithelschicht.

Fig. 37. Spaltung einer Drüsenfalte.

Fig. 38. Syncytial umgewandeltes Nierenepithel aus der Niere einer 2 Monate lang hungernden Hel. arbustorum.

Tafel 17.

Fig. 41—44 und 48 mit Komp.-Ok. 6, Ap. 4 mm, Ap. 0,95, sämtliche übrige mit hom. Imm. 2 mm, Ap. 1,30 und demselben Okular hergestellt.

Fig. 39, 40 a und b. Einzelne Nephrocyten aus der Niere einer 4 Monate hungernden Hel. arbustorum. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos.

Fig. 42. Teil einer Nierenfalte mit syncytial verschmolzenen Nephrocyten und Muskelfasern im Faltenstiel. Mater., Fix. u. Färbung wie oben.

Fig. 43. Nest pykrotisch degenerierter Kerne im Nierenepithel.

Fig. 44. Ein Faltenteil mit noch erhaltener axialer Lakune.

Fig. 41. Ein Faltenteil mit einerseits exkretlosem, stark reduziertem Drüsenepithel. In allen diesen Figuren sind die Mater., Fix. u. Färbung wie in der Fig. 42.

Fig. 45. Verschiedene Lymphocytenformen aus den Winterpräparaten einer Hel. arbustorum. Daneben links oben eine LEYDIGsche Zelle. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G.

Fig. 46. Ganglienzelle in perinephridialem Bindegewebe. Chromsalpetersäure, Häm. JA.

Fig. 47. LEYDIGsche Zellen in perinephridialem Bindegewebe aus den Winterpräparaten der Hel. arbustorum. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G.

Fig. 48. Ein Teil des Nierenepithels mit perinephridialem Bindegewebe aus den Herbstpräparaten von Hel. pomatia. Subl. + Eisessig, Häm. JA.

Fig. 49. Fibrilläre Bindegewebszelle aus der Umgebung des primären Harnleiters. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G.

Fig. 50 a und b. „Mukoide“ Zellen. Subl. + Eisessig, Häm. JA.

Fig. 51. Kugelzelle aus dem Bindegewebe einer Nierenfalte. Subl. + Eisessig, Häm. D., Eos., Or. G.

Die Schutzeinrichtungen der Samen und Früchte gegen unbefugten Vogelfrass.

Von

Willy Liebmann, Erfurt.

Einleitung.

Im Gegensatze zu den grünen, chlorophyllhaltigen Pflanzen, die aus anorganischem Material organische Substanzen zu erzeugen vermögen, bedürfen alle Tiere zur Erhaltung ihres Daseins organischer Nahrung, und zwar geht diese im letzten Grunde in allen Fällen, auch bei den Fleischfressern, zurück auf die Tätigkeit der Pflanzen. Daher muß jede Pflanze der Tierwelt ihren Tribut zollen, und es gibt kaum eine, die vollständig verschont würde.

In erster Linie sind es die Blätter, gegen die sich die Angriffe der Tiere richten. In der Tat scheinen diese meist weichen und saftigen Teile zum Genuß besonders geeignet zu sein, sowohl für niedere, wie auch für höhere Tiere. Es ist jedoch bekannt, daß sämtlichen Pflanzen, auch scheinbar ganz wehrlosen, irgendwelche Einrichtungen zu Gebote stehen, mittelst deren sie die wichtigsten tierischen Feinde abhalten können; eine Pflanze ohne jedes Schutzmittel wäre ganz undenkbar, weil sie sofort ihres guten Geschmackes und ihrer leichten Erreichbarkeit halber von den Tieren ausgerottet werden würde. Keine aber von diesen Einrichtungen ist so vollkommen, daß sie alle Feinde abschrecken könnte; meist geht der Schutz nur so weit, daß die Erhaltung des Individuums gerade gesichert ist. Bisweilen bilden sogar gewisse Tiere Gegenanpassungen aus, durch die es ihnen ermöglicht wird, bestimmte Pflanzen trotz ihrer Abwehrmittel zu verzehren; in extremen Fällen sind die betreffenden Tiere auf das Vorhandensein solcher durch ein bestimmtes Mittel geschützten Pflanzen angewiesen, ohne die sie zugrunde gehen würden. Ein bekanntes Beispiel der letzten Art bietet die Raupe des Wolfsmilchschwärmers (S p h i n x e u p h o r b i a e), die von E u p h o r b i a c y p a r i s s i a s lebt, einer Pflanze,

die wegen ihres giftigen Milchsaftes von allen anderen Tieren gemieden wird. Solche Tiere, die sich von einer verhältnismäßig kleinen Zahl von Pflanzen nähren, deren Schutzeinrichtungen ihnen gegenüber wirkungslos sind, hat STAHL[1]) als Spezialisten bezeichnet, ein Ausdruck, der auch in vorliegender Arbeit wiederholt gebraucht werden wird. Im Gegensatz dazu nennt man die übrigen Tiere, die alles vertilgen, was nur einigermaßen genießbar ist, Omnivoren; diese sind es, gegen die die mannigfaltigen Abwehrmittel der Pflanzen wirksamen Schutz gewähren.

In zweiter Linie müssen aber auch die Samen und Früchte herhalten; sie sind als Nahrung deshalb besonders wertvoll, weil in ihnen eine Menge von Reservestoffen aufgespeichert sind. Während den Blättern auch zahlreiche niedere Tiere, z. B. Raupen und Schnecken, beizukommen vermögen, werden die Samen und Früchte nur von den Wirbeltieren heimgesucht; es soll dabei abgesehen werden von den Larven gewisser Insekten, die ihre Eier in jungen Fruchtknoten abzulegen pflegen. Diese geringere Anzahl von Feinden ist erklärlich, wenn man bedenkt, daß in der Regel die Samen und Früchte viel größere Ansprüche an die Mundwerkzeuge der Angreifer stellen als die Blätter, denn ein großer Teil der Samen und Früchte ist im Gegensatze zu den meisten Blättern hart und trocken. Allerdings gibt es auch fleischige Früchte, die ähnlich wie die Blätter eine weiche und saftige Beschaffenheit haben — daher werden hauptsächlich diese von den eben erwähnten Insektenlarven verzehrt — aber ihr Fleisch ist gerade deshalb von größter Bedeutung, weil sie von gewissen anderen Tieren gefressen werden sollen; die Hauptsache ist jedoch auch hier, daß nicht alle Teile dieser Früchte weich und saftig geworden sind, sondern nur diejenigen, die für die Fortpflanzung selbst nicht in Betracht kommen.

Es sind vor allen Dingen zwei Klassen der Wirbeltiere, die sich von Samen und Früchten nähren, nämlich die Vögel und Säugetiere. Selbstverständlich müssen die Pflanzen auch gegen diese gefährlichen Feinde Schutzeinrichtungen besitzen, denn sie bedrohen zwar nicht die Existenz des Individuums, wohl aber die der Art. Es soll der Zweck der vorliegenden Arbeit sein, diese Schutzeinrichtungen experimentell zu untersuchen, und zwar sollen allein die Vögel berücksichtigt werden, die ja auch in dieser Frage eine wichtigere Rolle spielen dürften als die Säugetiere.

Noch ein Umstand aber muß erwogen werden. Die genannten

1) STAHL, Pflanzen und Schnecken, Jena 1888, p. 13.

Tiere haben die Fähigkeit der willkürlichen und schnellen Ortsveränderung, die den Pflanzen bekanntlich fast vollständig fehlt. Jedoch auch für pflanzliche Gebilde ist es unter Umständen vorteilhaft, an einen anderen Ort zu gelangen, wenn es sich nämlich um die Verbreitung der Samen und Früchte handelt. Manche Pflanzen haben sich nun die größere Beweglichkeit ihrer tierischen Feinde, in unserem Falle also der Vögel und Säugetiere, zu nutze gemacht, um diesen Zweck zu erreichen; es haben sich an den Samen und Früchten entweder Organe ausgebildet, mit denen sie sich an die Tiere anzuheften vermögen (epizoische Verbreitung), oder solche, die die Tiere einladen, die Früchte zu verzehren und die darin befindlichen Samen auf irgendeine Art keimfähig wieder abzugeben (endozoische Verbreitung). Die letztere Verbreitungsart findet bei den oben erwähnten fleischigen Früchten statt. Also auch hierbei hat man es mit Vogelfraß (und Säugetierfraß) zu tun, aber er gereicht den Pflanzen selbst zum Vorteil; deshalb kann man in diesem Falle keine Schutzeinrichtungen, sondern nur Anlockungsmittel erwarten. Die Untersuchungen dürfen sich also nicht auf Vogelfraß im allgemeinen erstrecken, sondern müssen auf „unbefugten" Vogelfraß beschränkt werden.

Bevor wir mit der eben skizzierten Aufgabe beginnen, soll ein kurzer Ueberblick über den Verdauungsapparat und die Sinnesorgane der Vögel, soweit sie im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme stehen, gegeben werden; bereits aus dieser kleinen Betrachtung wird sich für unsere Zwecke manches Lehrreiche ergeben. Die folgenden Angaben sind entnommen aus Werken von Brehm[1]), Pagenstecher[2]) und Wiedersheim[3]).

Zum Auffinden der Nahrung ist das Auge am wichtigsten, das bei den Vögeln hoch entwickelt ist; der Geruchssinn spielt nur eine untergeordnete Rolle. Erfaßt wird das Futter mit dem verhornten Schnabel, und zwar herrscht in der Gestalt desselben eine große Verschiedenheit, die sich als Anpassung an die Art der Nahrungsaufnahme herausstellt.

---

1) Brehms Tierleben, Vögel, Bd. I, 1891, p. 4—7 und 11—12.

2) Pagenstecher, Allgemeine Zoologie, Bd. II, 1877, p. 257, 266 und 288—293.

3) Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 6. Aufl. 1906, p. 305, 410—412 und 423.

Ein Teil der Vögel pflegt alles Genießbare ganz hinunterzuschlucken, ohne es vorher im mindesten zerkleinert zu haben; der andere Teil zerbeißt aus gleich zu erörternden Gründen die Speise mit dem Schnabel, so daß kleinere Stückchen entstehen, die sofort verschluckt werden. In keinem Falle also wird die Nahrung durch Kauen zermahlen, denn es fehlen den jetzt lebenden Vögeln die Zähne vollständig. Es ist demnach auch keine Einspeichelung möglich, mithin auch keine Vorverdauung im Munde vorhanden.

Das Innere der Mundhöhle ist meist hart und mit Hornhaut versehen. Davon macht auch die Zunge keine Ausnahme, also das Organ, das bei den Säugetieren der Hauptsitz des Geschmackes ist; sie trägt einen hornigen, häufig mit Papillen und spitzen Widerhaken versehenen Ueberzug und ist meist nicht fleischig, sondern dünn und in Fasern auslaufend. So scheint bereits die rein äußerliche Besichtigung der Mundhöhle, insbesondere der Zunge, darauf hinzudeuten, daß der Geschmackssinn, der für die Nahrungsauslese so wichtig ist, nicht hoch entwickelt sein kann, denn ein guter Geschmack fordert als chemischer Sinn notwendig ein weiches, unverhorntes Organ. Näheres über diesen Gegenstand findet sich später bei anderer Gelegenheit, p. 486—499.

Die Zunge ist aber auch bei den Vögeln durchaus nicht wertlos, nur liegt ihre Bedeutung auf einem anderen Gebiete. Ihrer ganzen Gestalt und Ausbildung nach scheint sie zum Ergreifen des Futters vorzüglich geeignet, und in der Tat spielt sie hierbei eine wichtige Rolle. Vermöge des ihr innewohnenden, bisweilen sehr gut ausgeprägten Tastsinnes (z. B. Spechte) hilft sie beim Auffinden der Nahrung; außerdem besorgt sie bei denjenigen Vögeln, die ihre Speise zerbeißen, das Hin- und Herbewegen derselben bei Vornahme dieses Aktes und wirkt bei allen Vögeln mit beim Verschlucken der Bissen, indem sie sie nach rückwärts schiebt.

Speichel wird zwar in geringen Mengen abgesondert, kommt aber fast nur beim Erfassen des Futters als Klebemittel zum Anheften von kleinen Tierchen oder Körnchen an die vorgestreckte Zunge und zum Einschmieren des Schlundes in Betracht, so daß die Nahrung besser hintergleiten kann.

Bei vielen, nicht bei allen Vögeln gelangen die verschluckten Objekte zunächst in den Kropf, eine Erweiterung der Speiseröhre, besonders bei solchen Tieren, die periodisch viel fressen. Er dient

zur vorläufigen Aufbewahrung der gleichzeitig rasch und in großen Mengen aufgepickten Speise und entläßt dieselbe allmählich in den Magen, wodurch dieser vor Ueberladung geschützt wird; außerdem findet im Kropfe eine Vorverdauung statt.

Der Magen der Vögel besteht aus zwei Abteilungen, dem Vormagen, auch Drüsenmagen genannt, und dem Muskelmagen; ersterer ist bei denjenigen Tieren besonders gut ausgebildet, denen der Kropf fehlt. Der Muskelmagen bleibt bei dem einen Teile der Vögel dünn und unansehnlich; bei dem anderen Teile aber, besonders bei Hühnern und Tauben, enthalten seine Wandungen eine dicke Lage von Muskeln, und außerdem ist seine Innenseite von einer keratinoiden Schicht überzogen, die sich in Falten und Reihen von Leisten legt. Ein wohlentwickelter Muskelmagen stellt einen ausgezeichneten Zerkleinerungsapparat dar, indem die Nahrung hier durch Hin- und Herschieben der Magenwandung unter Mitwirkung von gleichzeitig aufgenommenen Sandkörnern und kleinen Steinchen vollständig zerrieben wird. Auf diese Weise wird der mangelnde Kauapparat ersetzt; das Zerbeißen allein genügt nicht, denn es liefert immer noch viel zu große Stücke. Diejenigen Vögel nun, welche nur einen dünnen Muskelmagen besitzen, haben, wie unten gezeigt werden soll, eine Zerkleinerung ihres Futters nicht nötig, da sie nur ganz weiche Substanzen verzehren.

Der eigentliche Vogeldarm bietet außer zwei langen Blindsäcken den anderen Tieren gegenüber nichts Besonderes. Uebrigens beweist die Aufnahme von Sand und kleinen Steinchen, die bei vielen Vögeln, z. B. Dompfaff, Stieglitz, Lerchen, vorhanden ist, wie wenig empfindlich der ganze Verdauungsapparat sein muß.

Es sei schließlich noch darauf hingewiesen, daß die Quantität des Futters bei den Vögeln sehr beträchtlich ist, weil sie einen viel regeren Stoffwechsel besitzen als die übrigen Tiere; letztere Tatsache kommt auch in der gesteigerten Atmung, Herztätigkeit und Körpertemperatur, sowie vor allem in der Beschleunigung der Verdauung zum Ausdruck.

Schon der eben geschilderten anatomischen Ausbildung nach kann man die Vögel in zwei große Abteilungen gliedern. Der Hauptunterschied liegt in der Beschaffenheit des Muskelmagens; bei der ersten Abteilung ist derselbe wenig, bei der zweiten aber gut entwickelt. Ein weiteres, wenn auch nicht durchgreifendes

Merkmal besteht in der Form des Schnabels; die erste würde etwa dem Schnabel einer Amsel (Schwarzdrossel, Turdus merula), die zweite dem eines Grünfinken (Chloris hortensis) entsprechen. Beide unterscheiden sich dadurch, daß die erste mehr spitz und dünn, die zweite mehr stumpf und klobig ist; so erscheint jene zum Herausholen kleiner Tiere aus ihren Schlupfwinkeln, diese aber zum Auflesen von Sämereien auf der Erdoberfläche geeignet zu sein. Als Extrem beider Schnabelformen könnten neben anderen Vögeln der Baumkleiber (Sitta caesia) und der Kernbeißer (Coccothraustes vulgaris) gelten; es kommen jedoch auch ganz abweichende Gestaltungen vor, die durch besondere Verhältnisse bedingt sind. Ferner ist es von großer Bedeutung, daß bei der ersten Abteilung die Ränder des Schnabels häufig stumpf sind, während sie bei der zweiten zugeschärft zu sein pflegen, ein Umstand, der bei der Zerkleinerung der Nahrung ins Gewicht fällt.

Dem eben Gesagten zufolge sind die Vögel der zweiten Abteilung imstande, härteres Futter zu sich zu nehmen, denn sie können es mit dem Schnabel zerstückeln, wodurch besonders eine etwa vorhandene harte Schale entfernt wird, und mit dem Muskelmagen zermahlen; die Vögel der ersten Abteilung jedoch scheinen auf weichere Speise angewiesen zu sein. Diese aus rein anatomischen Betrachtungen gefundenen Ergebnisse werden durch Beobachtungen der Tiere bestätigt. Den einen (zweiten) Teil der Vögel bezeichnet man nämlich als „Körnerfresser“, weil sie vorwiegend von Körnern leben, also solchen Samen und Früchten, die eine mehr oder weniger harte Beschaffenheit zeigen. Der andere (erste) Teil dagegen ist unter dem Namen „Insektenfresser“ bekannt; dieser Ausdruck wird jedoch besser durch das von Vogelhändlern viel angewandte Wort „Weichfresser“ ersetzt, denn sie verzehren in der Regel nicht nur Insekten in allen Entwickelungszuständen, sondern auch andere kleine Tiere, z. B. Würmer und Schnecken, und, was für unsere Zwecke wichtig ist, fleischige Früchte, also lauter verhältnismäßig weiche Körper. Es ist klar, daß die Körnerfresser einen Zerkleinerungsapparat in Gestalt des Schnabels und vor allem des Muskelmagens notwendig brauchen, während er den Weichfressern bis zu einem gewissen Grade entbehrlich ist, so daß sie alle Nahrung unzerstückelt hinunterschlucken können (vgl. p. 448).

Als Beispiele für die Körnerfresser seien vor allem sämtliche

Finkenarten angeführt, also hauptsächlich Sperlinge, Kernbeißer, Edelfinken, Grünlinge, Zeisige, Stieglitze, Gimpel, Ammern und viele andere. Zu den Weichfressern gehören z. B. alle Sänger (Sylviidae), besonders die Drosselarten, ferner die Meisen, Baumläufer, Schwalben, Spechte und andere. Beide Abteilungen sind nicht scharf voneinander getrennt; besonders in der Zeit der Not, also hauptsächlich im Winter, sind die Vögel wenig wählerisch in der Art ihrer Nahrung, alles nur irgendwie Genießbare wird vertilgt. Ferner fressen manche Körnerfresser auch zu gewöhnlichen Zeiten kleine Tiere und fleischige Früchte sowie andere weiche Substanzen, meist aber nur als Leckerbissen (Beispiel: Dompfaff; er nahm im Käfig ab und zu gern einen Mehlwurm oder verschiedene Beeren an, und im Freien kann man häufig beobachten, wie er sich an vorgerückteren Baumknospen [1]) labt), und auf der anderen Seite verzehren manche Weichfresser als Delikatesse auch Körner (Beispiel: Meisenarten; sie stellen den Samen von Cannabis sativa und Früchten von Helianthus annuus eifrig nach, können aber beides nicht durch Zerbeißen, sondern nur durch mühsames Aufhacken öffnen, wobei die Körner zwischen die Krallen geklemmt werden). Es gibt jedoch auch reine Körnerfresser und reine Weichfresser; so verweigert der Grünfink jede Art weicher, die meisten Sänger (Sylviidae) aber harter Nahrung. Die Jungen werden, auch bei Körnerfressern, in der ersten Zeit ihres Lebens fast ausschließlich mit weichem Futter aufgezogen. Der Mangel an kleinen Tieren mag einer der Hauptgründe sein, weshalb uns viele Vögel im Winter verlassen; im großen und ganzen sind es daher Körnerfresser, die während dieser Zeit zurückbleiben.

Man könnte vielleicht in bezug auf die Beschaffenheit der Nahrung und, damit zusammenhängend, auf die Ausbildung des Schnabels und Muskelmagens noch eine dritte Abteilung bilden, nämlich eine solche, die gerade in der Mitte zwischen den beiden anderen steht. Es sind nämlich einige Familien vorhanden, von denen man nicht weiß, ob man sie zu den Körner- oder Weichfressern rechnen soll, weil sie auch unter normalen Verhältnissen alles Genießbare fressen, was ihnen zu Gesichte kommt. So ver-

---

1) Vgl. auch Altum, Zerstörung von Baum-, besonders Fichten- und Kiefernknospen durch Vögel. Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen, 1897, p. 223 ff.

halten sich z. B. die Raben (Corvidae). Nach Brehm (l. c. p. 429, 437, 444, 445, 447, 455, 459) verzehrt der Kolkrabe (Corvus corax) Früchte, Körner und andere genießbare Pflanzenstoffe, ferner Kerbtiere, Schnecken, Würmer und auch größere Tiere, endlich Aas. Die Saatkrähe[1]) (Corvus frugilegus) nimmt Körner und kleine Tiere zu sich; die Dohle (Colaeus monedula) Würmer und andere kleine Tiere, aber auch Pflanzenstoffe, namentlich Getreidekörner, Blattspitzen von Getreide, Wurzelknollen, Früchte, Beeren usw.; die Elster (Pica rustica) kleine Tiere aller Art, Obst, Beeren, Feldfrüchte und Körner; der Eichelhäher (Garrulus glandarius) kleine, auch größere Tiere, ferner Eier, Früchte, Beeren, im Herbste besonders Eicheln, Buchen- und Haselnüsse; der Unglückshäher (Garrulus infaustus) Tiere, Beeren und Sämereien. Außer diesen rabenartigen Vögeln könnten in dieser dritten Abteilung vielleicht auch noch einige andere Familien Platz finden, deren Aufzählung hier jedoch nicht nötig ist.

Die so unterschiedenen 3 Abteilungen sind identisch mit den 3 Gruppen, in die Kerner[2]) die Vögel nach einem anderen Prinzipe zerlegt hat. Er hat nämlich an die verschiedensten Vögel Samen und Früchte verfüttert, sowohl fleischige als auch nicht fleischige, ohne Rücksicht auf die Art der Nahrung zu nehmen, von der die Tiere im Freien zu leben gewohnt sind. Als Einteilungsgrund ist von ihm der Umstand benutzt worden, ob die Keimfähigkeit nach dem Durchgang durch den Vogelkörper noch erhalten war oder nicht. Bei der von ihm aufgestellten ersten Gruppe wurde von sämtlichen Samen und Früchten die Keimfähigkeit vernichtet, bei der dritten blieb sie vorhanden, während bei der zweiten Gruppe nur die steinharten Samen und Früchte unverletzt waren, die etwas weicheren aber zerstört wurden. Eine Vergleichung der bei Kerner aufgeführten Vögel mit den oben erwähnten ergibt, daß die erste Gruppe den Körnerfressern, die zweite den rabenartigen Vögeln, die dritte den Weichfressern entspricht. Nach den Erörterungen über die anatomischen Verhältnisse erscheint dieses Resultat leicht verständlich.

Auch Birger[3]) ist dieser Kernerschen Einteilung gefolgt.

1) Vgl. auch Rörig, Untersuchungen über die Nahrung der Krähen. Deutsche landwirtsch. Gesellsch., 1898.

2) Kerner, Pflanzenleben II, 1891, p. 799.

3) Birger, Ueber endozoische Samenverbreitung durch Vögel. Svensk Botanisk Tidskrift, Stockholm 1907.

Er hebt bei den Vögeln der ersten Gruppe noch besonders hervor, daß die Samen und Früchte nicht immer bereits durch den Schnabel derart zerkleinert werden, daß die Weiterentwickelung in Frage gestellt ist. Nach ihm werden sie beim Verzehren durch Enten gar nicht, durch Auer-, Hasel- und Schneehühner nur unbedeutend beschädigt; im Muskelmagen findet aber auch bei diesen Tieren eine weitgehende Zermalmung statt, so daß die Keimfähigkeit nur ausnahmsweise erhalten bleibt, und zwar bei den Enten noch seltener als bei den genannten Hühnerarten. Die Finken sollen größere Samen und Früchte, wie Hordeum vulgare, zerhacken oder zerbeißen, kleinere aber, wie Spergula arvensis, Stellaria media, Chenopodium album, ganz verschlucken; keimfähig bleibt dabei natürlich nichts.

Nach diesen Erörterungen über Tierfraß im allgemeinen, Anatomie und Einteilung der Vögel, die zum Verständnis des Folgenden unbedingt nötig waren, kann mit der eigentlichen Arbeit begonnen werden. Es scheint wohl selbstverständlich, für unsere Zwecke die Samen und Früchte in fleischige und nicht fleischige zu trennen; jene werden im ersten, diese im zweiten Teile behandelt werden. Wir haben es also zunächst hauptsächlich mit Weichfressern, später mit Körnerfressern zu tun; die rabenartigen Vögel sollen hier unberücksichtigt bleiben, da sie nur eine kleine Gruppe bilden und je nach der Art der Versuche bald im ersten, bald im zweiten Teile eingeschoben werden könnten. Ferner soll in einem Anhange auf einige Schwierigkeiten beim Experimentieren mit Vögeln hingewiesen sowie Erklärungsversuche von einigen Einrichtungen gewisser Samen und Früchte gemacht werden, die als Schutzmittel nicht gegen Vögel, sondern gegen andere Tiere gedeutet werden können.

I. Teil.
Versuche mit fleischigen Früchten.

Unter dem Namen „Fleischfrüchte“ werden bekanntlich verschiedene morphologische Gebilde zusammengefaßt, nämlich Beeren und Steinfrüchte, ferner saftige Sammel- und Scheinfrüchte sowie Arillusbildungen; neben anderen Autoren hat HILDEBRAND[1]) diese Verhältnisse näher behandelt. Jede einzelne dieser Früchte besteht aus zwei Teilen, nämlich aus einem weichen und saftigen, eben dem Fruchtfleische, und einem harten und trockenen, der von dem ersten in den meisten Fällen ganz, seltener nur teilweise umhüllt wird. Die nicht fleischigen Partien der Früchte enthalten die Samen mit dem Embryo; da ihre Wandungen häufig noch von einem Teile des Perikarps gebildet werden, sollen sie hier kurz als „Kerne“ bezeichnet werden ohne Rücksicht auf ihre morphologische Deutung.

Es steht seit langer Zeit fest, daß viele Vögel solche fleischigen Früchte verzehren; manche Tiere leben zeitweise nur von dieser Nahrung. Zu der Erkenntnis dieser Tatsache ist man sowohl durch direkte Beobachtungen im Freien als auch durch Sektionsbefunde gekommen. Es würde zu weit führen, wenn an dieser Stelle bei jeder einzelnen Fleischfrucht die verschiedenen Vogelarten aufgezählt werden sollten, die ihr nachstellen; ich möchte es jedoch nicht unterlassen, auf die folgende wichtigste Literatur über dieses Gebiet hinzuweisen: HILDEBRAND, Die Verbreitungsmittel der Pflanzen, Leipzig 1873, p. 27—28; E. HUTH, Die Anpassungen der Pflanzen an die Verbreitung durch Tiere (Kosmos V, 1881, Heft 4); E. HUTH, Die Verbreitung der Pflanzen durch die Exkremente der Tiere (Sammlung naturwissensch. Vorträge III ^{1}, Berlin 1889); PFEIFFER, Die Arillargebilde der Pflanzensamen (ENGLERS Botanische Jahrb., Bd. XIII, 1891), p. 533—535; LUDWIG, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen (Stuttgart 1895), p. 369 bis 374; HESSELMANN, Einige Beobachtungen über die Verbreitung der Pflanzen (Botaniska Notiser 1897); HOLMBOE, Notizen über die endozoische Samenverbreitung der Vögel (Nyt Magazin f. Naturvidensk., Christiania 1900, Heft 4), p. 303—320; KEMPSKI,

---

1) HILDEBRAND, Die Verbreitungsmittel der Pflanzen, p. 79—84. Leipzig 1873.

Ueber endozoische Samenverbreitung und speziell die Verbreitung von Unkräutern durch Tiere auf dem Wege des Darmkanals (Diss. Rostock 1906), p. 2—15; BIRGER, Ueber endozoische Samenverbreitung durch Vögel (Svensk Botanisk Tidskrift, Stockholm 1907). Die weniger wichtige und schwieriger zugängliche Literatur vor 1873 findet man in dem genannten Buche von HILDEBRAND, p. 4—6.

Zu Experimenten mit fleischigen Früchten muß man dem in der Einleitung Gesagten zufolge Weichfresser nehmen, um natürliche Bedingungen zu geben. Welche Tiere man da auswählt, ist im Grunde genommen ganz gleichgültig; am geeignetsten fand ich, schon der Größe halber, die Schwarzdrossel (Amsel = Turdus merula). Die in diesem ersten Teile erwähnten Versuche sind fast sämtlich mit zahlreichen Individuen dieser Art angestellt worden; wurden andere Vögel verwandt, so findet sich eine entsprechende Bemerkung.

1. Verhalten der Kerne.

Da die Kerne die Träger des Keimes für die neue Pflanze sind, würde es von großem Schaden sein, wenn sie von den in Betracht kommenden Vögeln im Innern des Körpers vernichtet würden. Soll also die betreffende Pflanzenart nicht zugrunde gehen, so müssen ihre Kerne Schutzeinrichtungen gegen solchen unbefugten Vogelfraß besitzen. Das ist in der Tat der Fall, denn die Kerne werden zwar mit hinuntergeschluckt, aber sie gelangen in meist noch keimfähigem Zustande wieder ins Freie, während das Fleisch der Verdauung anheimfällt. Sie werden also innerhalb des Vogelleibes vom Fleische getrennt, außerdem aber auch noch, wie HILDEBRAND (l. c. p. 97) hervorgehoben hat, voneinander geschieden, wenn mehrere Kerne gleichzeitig in einer Fleischfrucht vorhanden sind, so daß sie meist einzeln ausgeworfen werden, was für die Verbreitung besonders wertvoll ist.

Die Abgabe durch die Vögel erfolgt bekanntlich[1]) auf zweierlei Weise; entweder werden die Kerne durch den Schnabel entfernt, also gewissermaßen ausgespuckt, oder aber mit den Exkrementen durch den After entleert, womit gleichzeitig für gute Düngung der Keimlinge gesorgt ist.

1) Vgl. z. B. HUTH, Die Anpassungen der Pflanzen an die Verbreitung durch Tiere, und LUDWIG, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen, p. 366.

Stellt man mit verschiedenen Fleischfrüchten Versuche an, so findet man leicht, daß die Kerne einer und derselben Fleischfruchtart nicht regellos bald durch den Schnabel, bald durch den After ausgeschieden werden, sondern daß sie, wenigstens der Hauptsache nach, entweder nur auf die erste oder nur auf die zweite Art nach außen gelangen. So wurden von den Amseln ausgespuckt die Kerne von Juniperus communis, Polygonatum multiflorum, Berberis vulgaris, Crataegus oxyacantha, Prunus spinosa, Rhamnus cathartica, Rh. frangula, Vitis vinifera, Ampelopsis quinquefolia, Cornus sanguinea, Viscum album, Ligustrum vulgare, Viburnum opulus und V. lantana. Im Gegensatz hierzu gingen durch den Darm die Kerne von Ribes rubrum, R. grossularia, Cotoneaster horizontalis, Sorbus aucuparia, Celastrus orbiculata, Atropa belladonna, Solanum nigrum und Lonicera xylosteum.

Diese Zusammenstellung ist jedoch nicht so zu verstehen, daß sämtliche Kerne der betreffenden Pflanzenart ohne Ausnahme nur auf die eine oder nur auf die andere Weise ausgeworfen würden. Vielmehr gibt es fast bei allen Experimenten einige wenige Kerne, die sich entgegengesetzt verhalten. So wurden, um ein paar Beispiele zu nennen, von Ligustrum vulgare etwa 10 Proz. und von Juniperus communis sogar etwa 20 Proz. aller Kerne mit den Exkrementen entleert. Diese Zahlen wechseln jedoch nicht nur mit den einzelnen Amselindividuen, sondern sogar bei verschiedenen Versuchen mit demselben Vogel. Ferner ist zu bemerken, daß man bei manchen fleischigen Früchten nicht festzustellen vermag, welcher Klasse sie bei obiger Tabelle zuzurechnen wären. Es werden nämlich bei Rosa-Arten und Phytolacca decandra etwa die Hälfte der Kerne durch den Schnabel, die andere Hälfte durch den After abgegeben, so daß sie in dieser Beziehung in der Mitte zwischen den beiden anderen Fruchtklassen stehen dürften. Eine Erklärung für diese Erscheinung soll später (p. 463) versucht werden.

Bezüglich der Anstellung der Versuche sei bemerkt, daß zwar in den meisten, aber nicht in allen Fällen die Früchte von den Vögeln gern verzehrt werden. Oft genügt es, eine kurze Zeit die übrige Nahrung zu entziehen, um die Tiere zu veranlassen, die etwa verschmähten Früchte zu fressen, und nur selten, z. B. bei Viburnum und Crataegus müssen sie mit der Hand eingefüllt, d. h. mit dem Finger oder noch besser einem Holzstäbchen

tief in den Rachen hinuntergeschoben werden, worauf dann die Schluckbewegungen von selbst erfolgen. Bei einiger Vorsicht kann man dabei den Tieren jeden unnötigen Schmerz ersparen.

Wie bereits erwähnt, sind die Kerne nach der Abgabe aus dem Vogelkörper noch lebensfähig. Diese Tatsache ist schon lange behauptet worden, z. B. von HILDEBRAND; einwandfrei bewiesen wurde sie jedoch erst durch Versuche von KERNER (l. c., p. 799—800). Er fand nämlich bei den Vögeln der dritten Gruppe (= Weichfresser), daß bei der Amsel 75, bei der Singdrossel 85, bei dem Steinrötel 88 und bei dem Rotkehlchen 80 Prozent der durch den Darmkanal gegangenen Samen und Früchte noch keimfähig waren; im Vergleiche zu Kontrollversuchen mit unbehandelten Samen und Früchten war bei 74—79 Proz. die Keimung verzögert. Leider sind nur diese allgemeinen Zahlenangaben ohne irgendwelche Differenzierung vorhanden; außerdem hat er nicht nur fleischige, sondern auch nicht fleischige Samen und Früchte verwandt, die unter normalen Verhältnissen von Weichfressern kaum verzehrt werden. Sicher ist jedoch unter allen Umständen, daß auch unsere „Kerne" noch lebensfähig waren. Auch Gruppe 2 (rabenartige Vögel) ist zum Teil hierher zu rechnen, denn bei ihnen keimten die hartschaligen Samen und Früchte fleischiger und nicht fleischiger Art, während die weichschaligen sämtlich zerstört wurden; die Kerne dürften demnach alle erhalten geblieben sein.

Vor KERNER hat, soviel ich ermitteln konnte, nur MARLOTH [1]) ähnliche Versuche angestellt, und zwar mit Sambucus nigra. Diese Früchte wurden an ein Rotkehlchen verfüttert (Sylvia rubecula) und durch genaue Zahlenwerte dargelegt, daß die Keimfähigkeit durch das Passieren des Vogelleibes nicht gelitten hatte.

In neuerer Zeit hat dann CAMPAGNA [2]) diese Experimente durch anatomische Untersuchungen ergänzt, die er bei einer Reihe von Fleischfruchtkernen unternommen hat; er gelangte dabei ebenfalls zu dem Resultate, daß die Samen noch lebendig seien.

Bei manchen Kernen soll, wie zuerst wohl HILDEBRAND (l. c. p. 26 und 130) erwähnt hat, sogar eine Begünstigung, besonders

1) MARLOTH, Ueber mechanische Schutzmittel der Samen gegen schädliche Einflüsse von außen. ENGLERS bot. Jahrb., Bd. IV, 1883, p. 248.

2) CAMPAGNA, Ricerche sulla disseminazione per uccelli carpofagi. Malpighia, Vol. XXI, 1907, p. 519—529.

Beschleunigung der Keimfähigkeit eintreten. Auch KERNER gibt bei seinen Experimenten an, daß Berberis, Ribes und Lonicera nach der Ausscheidung durch den Darm früher keimten als nicht verzehrte Exemplare. Ebenso zählt KEMPSKI bei seiner Uebersicht (l. c. p. 2—15) mehrere solcher Fälle auf, darunter einige, bei denen ein Durchlaufen des Vogelkörpers unbedingt nötig sein soll, wenn man bei der Aussaat Erfolge erzielen will. Die Erklärung für diese Umstände dürfte wohl darin zu suchen sein, daß durch das Verweilen innerhalb des Tieres die dicke Kernschale etwas abgerieben wird, so daß die Feuchtigkeit leichter zum Keimling gelangen kann.

Es ist wohl selbstverständlich, daß die erörterten Beweise für die Erhaltung der Keimkraft der Kerne von den mit den Exkrementen entleerten ohne weiteres auf die ausgespieenen übertragen werden können, da sie doch kürzere Zeit als jene der schädigenden Wirkung des Körperinneren ausgesetzt sind.

An der Keimfähigkeit der ausgeworfenen Kerne ist also nicht zu zweifeln. Da es für den Vogel sicher von Vorteil wäre, wenn er außer dem Fleische sich auch noch die im Samen aufgehäuften Stoffe zunutze machen könnte, so müssen ihn irgendwelche Einrichtungen der Kerne daran hindern. Diese Schutzeinrichtungen sollen jetzt näher ins Auge gefaßt werden.

Wie oben ausgeführt wurde, sind es die Weichfresser, die sich von fleischigen Früchten nähren. Da diese Tiere infolge ihrer Schnabelbeschaffenheit alles Futter in unzerkleinertem Zustande hinunterschlingen, laufen die Kerne keine Gefahr, von ihnen zerbissen zu werden. Außerdem ist der Muskelmagen nur wenig entwickelt, so daß seine mechanische Wirkung bedeutend geringer sein dürfte als bei Körnerfressern. In dieser anatomischen Ausbildung der Tiere liegt also der erste Grund für die unbeschädigte Lebensfähigkeit der Samen.

Gefährlicher ist wahrscheinlich der zersetzende Einfluß der Verdauungssäfte, der ja bereits im Kropfe oder Vormagen beginnt. Da ist es für die Kerne schon an und für sich sehr günstig, daß sie nur überraschend kurze Zeit im Vogelleibe verweilen. Der weitaus größte Teil ist nämlich nach etwa 5—30, meist nach etwa 10 Minuten ausgespuckt resp. nach $^1/_2$—$1^1/_2$, meist nach etwa $^3/_4$ Stunden mit den Exkrementen abgegeben. Viele Fleischfrüchte, so z. B. Rosa-Arten und Sambucus nigra, wirken beschleunigend auf die Verdauung. Diese Tatsachen

können als ein weiterer Grund für die Erhaltung der Keimkraft gelten.

Aus dieser geringen Zeitdauer ergibt sich, wie hier eingeflochten werden mag, ohne weiteres, daß die Strecke, über die eine Verbreitung stattfindet, meist nur gering sein kann, denn selten wird ein Vogel während dieser Zeit einen geraden Weg im schnellsten Fluge zurückgelegt haben. Die Ausbreitung dieser Pflanzen erfolgt also, wie verschiedene Forscher [1]) hervorgehoben haben, nur langsam, Schritt für Schritt.

Die dritte und weitaus wirksamste Schutzeinrichtung für die Keime besteht in der großen Härte der Kernschale [2]); man denke z. B. an Ribes, Sorbus, Crataegus, Prunus, Rosa, Vitis und Cornus-Arten. Hat man doch einem Teile dieser Früchte den Namen „Steinfrüchte" gegeben; es soll jedoch damit durchaus nicht gesagt sein, daß die übrigen Fleischfruchtsorten minder feste Kerne besäßen.

In bezug auf die Anatomie der Kernschale sei auf R. Marloth verwiesen. Es sei gestattet, einen Absatz aus der betreffenden Arbeit wörtlich zu zitieren (l. c. p. 256): „Diejenigen Samen, welche in fleischigen oder saftigen Früchten vorkommen und daher für ihre Verbreitung auf Tiere, besonders auf Vögel angewiesen sind, zeigen eine ziemliche Mannigfaltigkeit in den (zum Schutze der Keimfähigkeit) verwendeten Zellformen. Besonders reichlich entwickelt finden wir Sklerenchym, und zwar in der Form der bekannten Steinzellen bei den Amygdaleen, den meisten Pomaceen, Corneen, Caprifoliaceen, Rosa, Olea, Vitis, Iuniperus und Taxus; dann ganz oder teilweise verdickte kurze Parenchymzellen bei Vaccinium, Ribes, Sorbus, Ligustrum, Empetrum, Morus, Celtis und vielen Solaneen. Palisadenzellen haben wir bei Berberis, Hippophaë, Phytolacca und Daphne; dickwandiges Prosenchym bei Rhamnus, Rubus, Fragaria, Ilex und Elaeagnus. Auch Sambucus ist hierher zu rechnen, da es außer dem erwähnten Sklerenchym noch prosenchymatische Zellen enthält. Die Samen von

---

1) Hildebrand, l. c. p. 24—25 (mit Einschränkungen); Focke Die Verbreitung beerentragender Pflanzen durch die Vögel (Abh. d. naturwiss. Vereins Bremen, Bd. X, Heft 1, 1889); Kerner, l. c. p. 801; Birger, Ueber endozoische Samenverbreitung durch Vögel (Svensk Botanisk Tidskrift, Stockholm 1907); Ostenfeld, vgl. Literaturangabe.

2) Zuerst bei Hildebrand, l. c. p. 26—27, 43, 97.

Actaea, welche ja auch von einer saftigen Schale umgeben sind, haben wie die der verwandten Gattungen eine Epidermis mit starker Außenwand. Fast ganz ohne Schutz in der Schale, dafür aber mit dickwandigem Eiweiß versehen sind die Samen von Hedera, Arum, Viscum und die der Smilaceen." Einzelheiten wolle man in der Arbeit selbst nachsehen.

Man könnte der Meinung sein, daß diese dicke, harte Wandung den Pflanzen auch noch andere Vorteile böte. Durch sie wird nämlich die Keimung derart verzögert, daß die Kerne erst nach zwei, oft auch nach mehr Jahren aufgehen, so daß, wenn einmal in einem ungünstigen Jahre aus irgendwelchen Anlässen keine oder nur wenige Früchte zur Reife kämen, trotzdem die Erhaltung der Art gesichert wäre. Bedenkt man aber, daß es sich bei den fleischigen Früchten fast ausschließlich um ausdauernde Gewächse, meist um Sträucher handelt, ferner, daß bei manchen Kernen, z. B. solchen von Prunus Cerasus, besondere Einrichtungen zur Erleichterung[1]) der Sprengung der Samenhülle vorhanden sind, endlich den Umstand, daß man gerade bei den fleischigen, nicht aber bei vielen trockenen Samen oder Früchten eine solche besonders feste Schale vorfindet, so erscheint es als wahrscheinlich, daß man in ihr lediglich ein Züchtungsprodukt der Vögel zu erblicken hat; ja man könnte vielleicht sogar annehmen, daß die äußerst dicken und festen Wandungen auf die Keimung eher schädlich als nützlich wirken.

Nicht immer aber ist der Schutz durch die Kernschale allein bedingt. Das beweisen Versuche mit geschälten Kernen von Ligustrum vulgare; hier besitzen auch die unter der Wandung liegenden Schichten genügende Festigkeit, so daß der Same auch in diesem Falle aus dem Körper des Vogels unverletzt und keimfähig wieder nach außen kommt.

Löst man nämlich sorgfältig die dunkle Kernschale ab, so daß das darunter liegende hellere Gewebe zum Vorschein kommt, und gibt nunmehr die Kerne einer Amsel ein, so sind sie auch nach dem Verlassen des Tieres noch lebensfähig. Die Schale läßt sich gut entfernen, wenn man Kerne nimmt, die eben erst aus der Frucht herausgeholt worden sind; sie müssen zur Verhütung des Eintrocknens sofort weiter verwandt werden. Um sie für den Vogel genießbar zu machen, ist es nötig, sie mit etwas weich-

---

1) Vgl. Strasburger, Lehrbuch der Botanik, 7. Aufl., 1905, p. 261.

gekochter Mohrrübe zu umhüllen, wodurch gewissermaßen eine Fleischfrucht nachgeahmt wird. (Mohrrübe wird in geriebenem Zustande ganz allgemein unter das Futter von Käfigvögeln gemischt, soweit es sich um Weichfresser handelt.) Trotzdem mußte oft das Ganze dem Tiere eingefüllt werden, da es freiwillig wenig zu sich nahm und vor allem die Kerne zurückließ. Wie nun auf p. 456 ausgeführt wurde, werden von Ligustrum etwa 90 Proz. der Kerne durch den Schnabel und nur 10 Proz. mit den Exkrementen ausgeworfen. Will man also auch Keimungsversuche mit solchen Kernen machen, auf die der gesamte Verdauungsapparat mit voller Kraft eingewirkt hat, so müßte man sehr viele Kerne eingeben, um die nötige Anzahl zu erhalten. Am besten ist es noch, man verhindert das Ausspucken der Kerne dadurch, daß man dem Tiere den Schnabel durch ein passendes Stückchen darüber gestülpten Gummischlauches verschließt, wobei selbstverständlich die Nasenlöcher zum Atmen frei bleiben müssen; sollte das Hindernis bald abgestreift werden, so muß man auch hiergegen geeignete Maßregeln zu ergreifen suchen. Aber auch wenn das Tier sich ruhig verhält, ist es nicht so einfach, die gewünschten Kerne zu erlangen, denn sie werden lange im Kropfe zurückgehalten. Bei einem Versuche, durch den 20 Kerne, mit der nötigen Mohrrübe umgeben, eingefüllt worden waren, wurde das Schlauchstückchen aus Rücksicht auf den Vogel nach etwa 2 Stunden abgenommen; jetzt wurden immer noch 17 Stück ausgespieen, und nur 3 waren durch den Darm gegangen. Falls ein Tier eingehen sollte, was leider trotz größter Vorsicht auch vorkommen kann, so sind die Kerne in dem Falle für Keimungsversuche noch verwendbar, wenn sich bei der Sektion zeigt, daß sie bis in die Nähe des Afters vorgedrungen sind.

Bei Verwendung solcher geschälter Kerne ergaben sich (für Ligustrum vulgare) folgende Zahlen: Nach 3 Monaten hatten von 30 unbehandelten Kernen 26, von 24 ausgespuckten 21 und von 27 durch den Darm gegangenen 22 Stück gekeimt. Jede Kernsorte war in ein besonderes Keimbett gegeben worden. Diese langwierigen Versuche ergaben also, daß sich durch Verfütterung von geschälten Ligusterkernen eine wesentliche Einbuße an Lebensfähigkeit nicht einstellt.

Gerade für Ligustrum erscheint es besonders wertvoll, daß auch die unter der Kernschale liegenden Schichten den Verdauungssäften widerstehen können. Die Schale ist nämlich hier im Vergleich zu anderen Kernen, z. B. Rosa und Crataegus, ver-

hältnismäßig dünn; diese Tatsache äußert sich schon darin, daß ungeschälte Ligusterkerne ziemlich schnell keimen, nämlich oft innerhalb weniger Wochen, während die anderen fleischigen Früchte meist mehrere Jahre dazu brauchen.

Aehnlich wie bei Ligustrum dürften die Verhältnisse bei den mir bekannten Kernen nur noch bei Rhamnus und vielleicht Berberis liegen; alle anderen besitzen eine dickere Wandung und keimen später.

Es sei schließlich noch erwähnt, daß bei manchen Kulturgewächsen, z. B. Birnen und anderen Pomaceen, die früher aller Wahrscheinlichkeit nach vorhandenen Steinhüllen[1]) um die Kerne herum im Laufe der Zeit verloren gegangen sind und nur noch durch geringe, in Gestalt von Steinkörpern erhaltene Reste angedeutet werden, deren Häufigkeit bei den einzelnen Arten schwankt.

Nunmehr wollen wir uns die Frage vorlegen, was wohl der Grund dafür sein mag, daß die Abgabe der Kerne aus dem Vogelkörper nicht, wie wohl zu erwarten wäre, einfach einheitlich mit den Exkrementen erfolgt, sondern zum Teil auch durch den Schnabel (vgl. p. 455). Diese Betrachtungen könnten für unsere Zwecke vielleicht insofern von Bedeutung sein, als auch das Ausspucken selbst, wenn es durch irgendwelche Einrichtungen der Kerne, seien sie nun mechanischer oder chemischer Art, veranlaßt würde, als ein Grund für die Erhaltung der Keimfähigkeit mit herangezogen werden könnte, weil auf diese Weise die Kerne vor der drohenden Vernichtung im Magen und Darm bewahrt würden.

Bereits beim Durchlesen der Liste auf p. 456 fällt es auf, daß die durch den Schnabel ausgeworfenen Kerne sämtlich größer sind als die in den Exkrementen enthaltenen. Zur näheren Orientierung möchte ich ein paar Zahlen anführen; die erste Zahl bedeutet jedesmal die größte Länge, die zweite die größte Breite, die dritte die größte Dicke der Kerne in Millimetern: Juniperus communis 4, $2^1/_2$, 2; Berberis vulgaris 5, 2, $1^1/_2$; Crataegus oxyacantha 7, 5, 4; Prunus spinosa 8, 6, $5^1/_2$; Rhamnus cathartica $4^1/_2$, 3, $2^1/_2$; Ampelopsis quinquefolia 4, 3, $2^1/_2$; Cornus sanguinea 5, $4^1/_2$, $4^1/_2$; Viscum album 4, 4, 2; Ligustrum vulgare $4^1/_2$, 3, 2; Viburnum lan-

---

1) Vgl. Potonié, Die Bedeutung der Steinkörper im Fruchtfleische der Birnen. Naturwiss. Wochenschr., 1889, Nr. 3, p. 19—21.

tana 7½, 5½, 2. Ferner Ribes rubrum 3, 2, 1½; R. grossularia 3, 2, 2; Cotoneaster horizontalis 3, 2½, 1½; Celastrus orbiculata 3½, 2, 1½; Sorbus aucuparia 3, 1½, 1; Atropa Belladonna 1½, 1, 1; Solanum dulcamara 2, 1½, 1; Lonicera xylosteum 3, 2, 1½; die meisten Kerne sind an den Ecken abgerundet, bisweilen aber auch spitz (Iuniperus).

Es ist also augenscheinlich, daß die Größe der Kerne bei der Art der Abgabe eine Rolle spielt; alle Kerne, die eine gewisse Ausdehnung, nämlich ungefähr 3 mm Länge, 2½ mm Breite, 2 mm Dicke überschreiten, werden durch den Schnabel, alle kleineren aber durch den Darm entleert. Soll diese Annahme richtig sein, so müssen sich die Vögel derjenigen Kerne, die ungefähr diese Grenzwerte erreichen, bald auf die eine, bald auf die andere Weise entledigen, das heißt, es müßte etwa die Hälfte ausgespuckt werden, die andere Hälfte aber durch den Körper gehen. Bereits oben (p. 456) wurde darauf hingewiesen, daß es wirklich solche Kerne gibt (Rosa-Arten und Phytolacca decandra); die betreffenden Werte sind für Rosa 3½, 2½, 2 und für Phytolacca 3, 2½, 1½, sie liegen also in der Tat nahe bei obigen Grenzzahlen.

Aber nicht die Größe allein kann es sein, die das Ausspeien herbeiführt, denn sonst müßte ja die ganze Fleischfrucht, die doch unzerkleinert hinuntergeschluckt wird und viel größer ist als die in ihr enthaltenen Kerne, ohne weiteres an dem Schicksal der größeren Kerne teilnehmen. Es ist vielmehr außer der gewissen Größe noch eine gewisse Härte nötig, die bei den Kernen vorhanden ist, dem Fruchtfleische aber mangelt; weiche Substanzen werden im Kropfe oder Vormagen einfach zerdrückt und später verdaut. So werden auch die nachgeahmten Fleischfrüchte (p. 461) unverändert wieder ausgespuckt, wenn die zur Umhüllung der geschälten Kerne dienende Mohrrübenmasse nicht lange genug gekocht worden ist; erst durch anhaltendes Sieden wird sie völlig weich.

Die Härte scheint auch der Grund zu sein, weshalb reife, also bereits gefärbte Früchte von Sorbus aucuparia, Sorbus torminalis, Crataegus oxyacantha, Rosa-Arten, Prunus spinosa und Berberis vulgaris von den Vögeln verschmäht werden, wenn sie noch nicht gefroren waren. Sie sind in diesem Zustande prall und noch so fest, daß sie unmöglich im Kropfe zerquetscht werden können. Sobald aber der erste Frost

eingetreten ist, werden sie, bisweilen unter geringer Verfärbung, bekanntlich schlaff und so weich, daß man sie kaum unversehrt abpflücken kann; jetzt kommen auch die Vögel massenhaft, um sie zu vertilgen. Versuche mit solchen reifen, aber noch harten Früchten von obigen Bäumen und Sträuchern, bei denen dieselben oft (nicht in allen Fällen) den Vögeln aufgezwungen werden mußten, ergaben stets, daß sie nach kurzer Zeit mit Schleim bedeckt wieder ausgespuckt wurden.

Man könnte einwenden, daß die in solchen Früchten, z. B. in Prunus spinosa, vorhandenen Gerbsäuren und Glykoside die Tiere abzuhalten imstande seien; durch Gefrieren sollen dann Zucker und andere Stoffe daraus entstehen [1]). Diese Annahme scheint jedoch nur für Säugetiere, nicht aber für Vögel haltbar zu sein. Zerquetscht man nämlich reife, aber noch harte Früchte, z. B. von Sorbus aucuparia, Prunus spinosa oder Rosa-Arten und legt sie dann einer Amsel vor, so werden sie bald verzehrt, denn jetzt bieten sie dem Kropfe keinen großen Widerstand mehr.

Eine gewisse Härte in Verbindung mit einer gewissen Größe der Kerne veranlaßt also das Ausspeien. Wäre die Härte zu gering, so würden sie trotz ihrer Größe zerdrückt und verdaut werden; ist aber ein Kern nicht groß genug, so wird er trotz der Härte in den Magen und Darm weiter befördert. Wie schon ausgeführt, ist aber im letzteren Falle die Härte durchaus nicht unnütz, sondern vielmehr von großem Werte für den Schutz des Keimlings.

Es dürfte wohl selbstverständlich sein, daß die Grenzgröße, oberhalb derer die Kerne durch den Schnabel, unterhalb derer sie durch den After entleert werden, für die einzelnen Vogelarten verschieden ist; bei größeren Vögeln liegt sie höher, bei kleineren tiefer. So waren z. B. bei einem Huhne, dem Hagebutten aufgezwungen worden waren, sämtliche Kerne in den Exkrementen enthalten, und Kerner erwähnt nebenbei, daß eine Singdrossel nach der Fütterung mit Fleischfrüchten alle Samen mit einem Durchmesser von über 5 mm aus dem Kropfe wieder ausgeworfen habe (l. c. p. 800), sowie daß bei Raben und Dohlen Kirschkerne mit einem Durchmesser von 15 (?) mm mit dem Kote entleert wurden (l. c. p. 799). Ebenso wäre es auch denkbar, daß die Grenzhärte bei den einzelnen Vogelarten eine verschiedene sei;

---

1) Vgl. Kerner l. c. p. 440.

es ist jedoch sicher, daß alle Kerne ohne Ausnahme die für Weichfresser nötige Härte besitzen.

Eine weitere Frage ist es, ob nicht vielleicht bisweilen irgendwelche chemischen Einflüsse das Ausspeien der Kerne mit hervorrufen können. Man findet häufig in den Kernschalen schlecht schmeckende Substanzen[1]), besonders Gerbsäuren, von denen man annehmen könnte, daß sie den obersten Teil des Verdauungsapparates (Kropf resp. Vormagen) so reizten, daß eine Rückbeförderung durch den Schnabel nach außen erfolgt. Dem widersprechen jedoch die später auf p. 486—499 folgenden Versuche über den Geschmackssinn der Vögel, bei denen oft sehr unangenehm schmeckende Substanzen ruhig den Körper passierten, und ferner die folgenden Experimente mit nachgeahmten Fleischfrüchten (vgl. p. 461), die zum mindesten beweisen, daß ein chemischer Einfluß zum Ausspucken der Kerne nicht nötig ist.

Kleine Kieselsteinchen wurden mit etwas weichgekochter Mohrrübe umhüllt und verschiedenen Amseln eingegeben. Die Mohrrübe fiel natürlich der Verdauung anheim; von den Steinchen, bei denen doch chemische Substanzen nicht mitwirken können, wurden, wie erwartet, die größeren durch den Schnabel ausgeworfen, die kleineren aber mit den Exkrementen entleert. Allerdings ist zu erwähnen, daß bei diesen Versuchen der Grenzwert tiefer lag als 3 mm Länge, $2^1/_2$ mm Breite und 2 mm Dicke (vgl. p. 463), aber diese Tatsache scheint erklärlich, wenn man bedenkt, daß durch die rauhe Oberfläche der Steinchen eine größere Reizung des Kropfes stattfindet als durch die glatten Kerne.

Ferner ist es sehr wahrscheinlich, daß, wenn chemische Wirkungen das Ausspeien bedingen sollten, diese wirksamen Chemikalien peripherisch angeordnet sein würden, also in der Kernschale. Wenn man demnach letztere entfernt, so dürften die Kerne nicht mehr oder doch nur noch teilweise durch den Schnabel abgegeben werden. Es wurden also verschiedene Kerne sorgfältig geschält, und zwar solche von Rhamnus cathartica und Ligustrum vulgare; nur diese eignen sich für diesen Zweck, da sie sich ihrer im Vergleich zu anderen Kernen verhältnismäßig dünnen Schale halber (vgl. p. 462) leicht von ihr befreien lassen. Die so vorbereiteten Kerne wurden wieder mit weichgekochter

---

1) Näheres über diesen Gegenstand vergleiche man im Anhange.

Mohrrübe umgeben und den Amseln eingefüllt; sie wurden genau wie vorher ausgespuckt.

Es könnten jedoch wider Erwarten die chemisch wirkenden Bestandteile nur im Inneren des Kernes oder hier und in der Schale vorhanden sein. Um diesen Einwurf zu widerlegen, kann man die geschälten Kerne oder, was auf dasselbe herauskommt, die ganzen Kerne mittels einer Reibmaschine fein zerreiben, oder auch nur mit einem Messer in kleine Stückchen zerschneiden, deren Größe unterhalb der erwähnten Grenze liegen muß. Die Experimente erfolgten wieder mit Ligustrum vulgare und Rhamnus cathartica. Die zerriebenen Kerne wurden unter das gewöhnliche Futter gemischt und von den Tieren freiwillig gefressen, während die mit dem Messer zerkleinerten Kerne mit Mohrrübe umhüllt und den Vögeln eingegeben wurden. Jetzt gingen die Substanzen durch den Darmkanal hindurch; im ersten Falle war alles verdaut worden, im zweiten aber fanden sich die Kernstückchen unverdaut in den Exkrementen vor.

Die geschilderten Versuche deuten sämtlich darauf hin, daß das Ausspucken der Kerne von chemischen Substanzen unabhängig ist.

Es dürfte hier die geeignete Stelle sein, kurze Erwägungen darüber anzustellen, ob das Ausspeien der Kerne willkürlich von statten geht, also etwa auf die Art, wie der Mensch einen Kirschkern auszuspucken pflegt, weil er groß ist, die Kerne von Johannisbeeren aber ruhig mit verschluckt, weil sie ihm wegen ihrer Kleinheit nicht so unbequem sind, oder ob es unwillkürlich eintritt, die Kerne also gewissermaßen ausgebrochen werden.

Die Anhaltspunkte, die sich in bezug auf diese Frage aus den Beobachtungen der Tiere ergeben, sind folgende:

Die Kerne werden nicht etwa sofort nach dem Genusse der fleischigen Früchte, von denen immer mehrere binnen kurzer Zeit verzehrt werden, sondern erst nach einigen Minuten abgegeben, durchschnittlich nach etwa 10 Minuten, und zwar nicht alle auf einmal, sondern allmählich, nach etwa 5 Minuten der erste und nach ca. 30 Minuten der letzte. Es kommt jedoch bisweilen auch vor, daß sie stundenlang, ausnahmsweise sogar tagelang im Körper bleiben und dann erst ausgeworfen werden, und zwar auch jetzt meist durch den Schnabel; manchmal, besonders wenn man mehrere Versuche mit verschiedenen Früchten in verhältnismäßig kurzer Zeit nacheinander macht, weiß man dann zunächst gar nicht, wo

die einzelnen Kerne herkommen, bis man durch Einzelversuche über den Sachverhalt aufgeklärt wird, wobei man zwischen den verschiedenen Experimenten mehrere Tage lang warten muß. Die hier geschilderten Verhältnisse sind übrigens, wie leicht einzusehen ist, für die Wirksamkeit der Samenverbreitung besonders wichtig, denn auf diese Weise wird verhindert, daß alle Keime an denselben Ort zu liegen kommen.

Ferner soll hier an eine Tatsache erinnert werden, die bereits früher (p. 456) hervorgehoben wurde, nämlich, daß zwar die Hauptmasse der Kerne von derselben Fleischfruchtart auf die reguläre, einige wenige aber auf die nicht reguläre Weise nach außen gelangen, wenn z. B. ein großer Kern auch einmal durch den Darm geht oder ein kleiner ausgespuckt wird. Endlich wurde an derselben Stelle erwähnt, daß sich verschiedene Vögel derselben Art, oft sogar dasselbe Individuum, bei verschiedenen Versuchen verschieden in bezug auf das Ausspeien verhalten.

Wäre die Entscheidung über die Art der Kernentleerung unwillkürlich, so müßte sie in jeder Beziehung regelmäßiger erfolgen. Es scheint demnach, als ob das Ausspeien willkürlich sei. Der mechanische Reiz, den die größeren Kerne bei ihrer Härte auf den Kropf resp. Vormagen ausüben, scheint den Weichfressern lästig zu sein, so daß sie sich derselben so schnell als möglich zu entledigen suchen. Da aber das Futter aus dem Kropfe langsam weiter befördert wird, so können auch die Kerne nur allmählich entfernt werden. Dabei kann es sich auch ereignen, daß ab und zu, besonders nach einer reichlichen Mahlzeit, der eine oder andere Kern auszuspucken vergessen wird, gerade so, wie wir auch einmal einen Kirschkern aus Versehen mit hinunterschlucken. Die einzelnen Vogelindividuen können zu verschiedenen Zeiten verschieden empfindlich gegen einen Reiz im Kropfe sein, so daß sich das abweichende Verhalten, wie es oben geschildert wurde, verstehen läßt.

Auch bei anderer Gelegenheit läßt sich ein willkürliches Herauspressen von Substanzen aus dem Kropfe beobachten. Beim Füttern der Jungen wird nämlich nach Brehm[1]) der Speisebrei durch die erwachsenen Tiere willkürlich aus dem Kropfe hervorgewürgt, wo er für den noch zarten Verdauungsapparat der Jungen aufgeweicht worden ist. Auch bei der Abgabe der Kerne durch den Schnabel scheint es sich mehr um ein freiwilliges Herauswürgen,

1) Brehm l. c. p. 26. Ferner Pagenstecher l. c. p. 289.

als um ein bloßes Ausspucken zu handeln (ähnlich wie man es bei den sogenannten „Gewöllen“ beobachten kann, die übrigens manchmal auch Kerne enthalten), denn ein solcher Vogel setzt oft erst zwei- oder dreimal vergeblich an, bis es ihm gelingt, den unbequemen Gegenstand los zu werden.

Da nach diesen Erörterungen das Ausspeien der Kerne von einer gewissen Größe nur bei den kleineren, nicht aber bei den größeren Vogelarten wahrscheinlich ist, und da es ferner auch bei ersteren bis zu einem gewissen Grade in dem Belieben der Tiere steht, ist auf diese Weise eine Verhinderung der Einwirkung des Magens und Darmes keineswegs gesichert. Mithin ist das Ausspucken der Kerne kaum als eine Schutzeinrichtung für die Erhaltung der Keimfähigkeit zu deuten. In dieser Gestalt scheint eine solche aber auch überflüssig, da, wie wir gesehen haben, der Keimling durch andere Mittel genügend geschützt ist.

Aehnliche Versuche wie die, welche in diesem Kapitel geschildert wurden, hat zum Teil bereits Kerner l. c. p. 799—800 angestellt. Der einzige Zweck aber, den er dabei verfolgte, war der, festzustellen, ob die Keimlinge nach dem Verlassen des Darmkanals noch lebensfähig waren oder nicht. Daher ist es natürlich, daß er die ihm nebensächlich erscheinenden näheren Umstände, die für unsere Zwecke zum Teil sehr wichtig sind, entweder überhaupt nicht erwähnte oder nur äußerst flüchtig darauf hinwies. Viele von seinen Angaben sind schon im Laufe dieses Kapitels angeführt worden, soweit sie sich auf Weichfresser und fleischige Früchte beziehen. Es bleibt nur noch übrig, auf einige Beobachtungen aufmerksam zu machen, die mit den meinigen nicht übereinstimmen.

Er schreibt nämlich von der Singdrossel (p. 800): „Die Fleischfrüchte, deren Samen einen Durchmesser von über 5 mm besitzen, namentlich jene von Berberis, Ligustrum, Opuntia und Viburnum, wurden in den Kropf gebracht, das Fruchtfleisch gelangte von dort in den Magen, aber sämtliche Samen wurden aus dem Kropfe wieder ausgeworfen“, und gleich darauf: „Von den sehr begierig gefressenen Fleischfrüchten wurden die Samen der Steinkerne, welche einen Durchmesser von 3 mm besaßen, aus dem Kropfe wieder ausgeworfen.“ Mit anderen Worten also: Die Kerne von Beeren sollen oberhalb eines Grenzdurchmessers von 5 mm, die von Steinfrüchten aber oberhalb 3 mm ausgespieen

werden. Einen derartigen Unterschied konnte ich nicht bemerken; vielmehr dürfte nur eine Grenzgröße (für Amseln etwa 3 mm größte Länge, $2^1/_2$ mm größte Breite, 2 mm größte Dicke) bei allen Fleischfruchtkernen existieren. — Ferner scheint Kerner, wenn ich ihn recht verstehe, der Meinung zu sein, daß bei der Amsel sämtliche Kerne den Exkrementen beigemischt seien; daß dem nicht so ist, dürfte aus den vorliegenden Ausführungen zur Genüge hervorgegangen sein. Allerdings läßt sich der Standpunkt Kerners nicht deutlich erkennen. Das Einzige, was er über die Amsel sagt, ist folgendes (p. 799): „. . . sie zeigte sich in betreff der Nahrung am wenigsten wählerisch. Sie verschlang selbst die Früchte der Eibe, ohne die Kerne wieder aus dem Kropfe auszuwerfen, und lehnte überhaupt keine einzige ihrem Futter beigemengte Frucht ab"; gleich darauf schildert er von der Singdrossel das Ausspucken der Kerne, das er im Gegensatz zur Amsel besonders hervorhebt.

Es bleibe aber auch nicht unerwähnt, daß Kerner an der genannten Stelle auf die Kürze der Zeit zwischen Fütterung und Entleerung bei den Weichfressern Gewicht gelegt hat. Dagegen fand er, daß gewisse trockene Samen und Früchte im Darmkanal zurückbehalten werden; ich habe jedoch hier schon wiederholt darauf aufmerksam gemacht, daß Weichfresser in der Regel von Früchten nur die fleischigen Sorten verzehren.

Wegen dieser außerordentlichen Kürze und zum Teil auch Mangelhaftigkeit der Schilderungen Kerners dürfte eine Wiederholung seiner Versuche berechtigt gewesen sein. Es sei außerdem hinzugefügt, daß hier auch zahlreiche Experimente angestellt wurden, die sich bei Kerner nicht finden.

2. Verhalten des Fleisches.

In betreff der Bedeutung des Fruchtfleisches für die Pflanze könnte man zunächst die Vermutung aussprechen, daß in ihm wie in anderen Teilen der Frucht Nährstoffe für den Keimling aufbewahrt wären. Es fällt jedoch sofort auf, daß der weitaus größte Anteil des Fleisches aus Wasser besteht, also aus einem Stoffe, der in der Natur auch sonst fast überall reichlich vorhanden ist und daher gewöhnlich nicht aufgespeichert zu werden braucht, wie auch die typischen Reserveorgane zeigen.

Sät man eine fleischige Frucht als Ganzes aus, so geht das Fleisch bald in Fäulnis über, kann also dem oft erst nach Jahren

zur Entwickelung gelangenden jungen Pflänzchen nichts mehr nützen. Die Gärtner pflegen bei der Aufzucht solcher neuen Pflanzen das Fleisch zu entfernen, bevor sie den Kern in die Erde legen, da eine Fäulnis eventuell nur schädlich wirken könnte. Auch HILDEBRAND (l. c. p. 33—34) führt an, daß nach DE CANDOLLE Früchte, die ihres Fleisches beraubt worden waren, niemals schlechter keimten als unversehrte.

Man könnte aber annehmen, daß auch nach dem Verfaulen für den Keimling ein Nutzen entstände insofern, als sich aus dem Fleische eine Art von Dünger gebildet hätte. Bei diesem Einwande weisen HILDEBRAND und der von ihm zitierte NAEGELI darauf hin, daß die Verbreitung der Früchte durch Vögel ein viel größerer Vorteil sei als dieser Dünger; außerdem würde dem Keimling auch durch die Exkremente der Tiere eine ähnliche Düngung zu teil.

Also nicht in der Aufspeicherung von Nährstoffen oder der Düngung durch Verfaulen des Fleisches ist der Wert desselben zu suchen. Er liegt vielmehr einzig und allein darin, den Tieren (Säugetieren und Vögeln) zur Nahrung zu dienen und als Gegenleistung dafür die Verbreitung der Kerne bewerkstelligt zu sehen, die im Inneren des Körpers vom Fleische getrennt werden und verschont bleiben, während letzteres verdaut, also vernichtet wird. Dieser Bedeutung dienen außer der Ausbildung des Fleisches noch andere Einrichtungen, die sich nur bei fleischigen, nicht aber bei trockenen Früchten finden.

Viele Autoren, besonders HILDEBRAND[1]), HUTH[2]), KERNER[3]) und LUDWIG[4]) heben vor allem drei Anlockungsmittel für Tiere hervor, nämlich die auffallende Farbe, den angenehmen Duft und den guten Geschmack der fleischigen Früchte; alles Eigenschaften, die nicht fleischigen Samen und Früchten in der Regel nicht zukommen. Fast alle genannten Autoren, zuerst also HILDEBRAND, haben einen passenden Vergleich gezogen zwischen den Anlockungsmitteln für Vögel und Säugetiere bei der Verbreitung der Fleischfrüchte und denen für Insekten gelegentlich der Bestäubung der Blüten; in beiden Fällen zeigt sich eine weitgehende Analogie.

---

1) HILDEBRAND, l. c. p. 31—34, 97—98, 113—114.

2) HUTH, Die Anpassungen der Pflanzen an die Verbreitung durch Tiere. Kosmos, Bd. V, 1881, Heft 4.

3) KERNER, l. c. p. 800—801.

4) LUDWIG, Biologie der Pflanzen, p. 360—365 (1895).

Für die Vögel dürfte von den erwähnten Eigenschaften der fleischigen Früchte gemäß der guten Ausbildung des Auges die hervorstechende Farbe weitaus am wichtigsten sein. Sie allein ist nach Holmboe[1]) bereits imstande, die Vögel zum Herankommen zu veranlassen. Er hat nämlich zum Fangen von Drosseln wiederholt einfach rote Zeuglappen benutzt, wenn es an Vogelbeeren (Sorbus aucuparia) mangelte, und zwar „nicht selten mit gutem Erfolg".

Interessant ist die bekannte Tatsache, daß verschiedene Fleischfrüchte, z. B. mehrere Arten von Aepfeln, Birnen, Pfirsichen, Aprikosen usw., nur auf der von außen sichtbaren Seite bunte Töne zeigen, während die nach innen zu gewandte Hälfte grün geblieben ist. Bei dieser Verteilung der Farbe dürfte trotz geringen Materialverbrauches die Auffälligkeit der Früchte gesichert sein.

Die Sichtbarmachung der Fleischfrüchte ist aber nicht allein durch ihre eigene Farbe, sondern auch durch die des umgebenden Laubes veranlaßt. Diese Beziehungen zwischen Fleisch- und Laubfarbe hat Kerner näher untersucht (l. c. p. 801); er fand beide derart voneinander abhängig, daß die Früchte sich vom Laube am besten abhoben, also möglichst deutlich hervortraten. So sind die Früchte rot bei grünem Laube, sei es, daß die Gewächse immergrün sind (z. B. Ilex, Taxus, Arctostaphylos Uva ursi, Vaccinium Vitis Idaea), oder daß die Früchte bereits im Laufe des Sommers reifen (z. B. Fragaria, Rubus Idaeus, Ribes rubrum, Sorbus aucuparia, Prunus cerasus, Sambucus racemosa). Dagegen sieht man bei herbstlich rot oder gelb gefärbtem Laube blaue oder schwarze Fleischfrüchte auftreten (z. B. Ampelopsis hederacea, Cornus sanguinea, Prunus Padus, Arctostaphylos alpina, Vaccinium Myrtillus). Weiße Früchte endlich sind bei solchen Pflanzen angebracht, die ihr Laub zur Zeit der vollen Reife bereits abgeworfen haben, da sie sich von den dunklen Zweigen besonders gut abheben (z. C. Cornus alba und Symphoricarpus). Auch die weißen Beeren von Viscum album lenken nach Kronfeld[2]) selbst in einer Schneelandschaft die Blicke der Vögel auf sich, da das ausdauernde Blattgrün einen

1) Holmboe, Notizen über die endozoische Samenverbreitung der Vögel. Nyt Magazin f. Naturvidensk., Bd. XXXVIII, Heft 4, (Christiania 1900), p. 319.

2) Kronfeld, Zur Biologie der Mistel. Biologisches Centralblatt, 1887.

wirksamen Hintergrund bildet; v. TUBEUF[1]) dagegen sieht in der weißen Farbe hauptsächlich eine Schutzeinrichtung gegen zu starke Erwärmung des Samens, durch welche eine vorzeitige Keimung veranlaßt werden würde.

Die Kontrastfarben, die bereits zwischen Frucht und Laub auftreten, sind oft noch weiter ausgebildet; über diesen Punkt gibt LUDWIG (l. c. p. 362—363) gute Auskunft. Als Beispiel sei hier Viburnum lantana erwähnt; bei diesem Strauche sind die Früchte erst weißlich, werden dann hochrot und zuletzt schwarz, und zwar bestehen alle drei Reifezustände gleichzeitig an demselben Fruchtstande nebeneinander, so daß dieser sehr in die Augen fällt. Weitere Beispiele wolle man bei LUDWIG selbst nachlesen.

Bisweilen wird ein Farbenkontrast durch Fruchtstiel und Frucht bedingt, so bekanntlich bei Sambucus nigra; ersterer ist rot, letztere schwarz gefärbt, wodurch die Aufmerksamkeit in erhöhtem Maße geweckt wird.

Andere Kontrastfarben treten bei solchen fleischigen Früchten auf, deren Kerne nur teilweise vom Fleische umhüllt werden; meist handelt es sich um Arillusbildungen. Dann zeigt oft der Kern eine andere Farbe als das Fleisch, z. B. bei Evonymus verrucosus und Myristica fragrans. Neben LUDWIG vergleiche man PFEIFFER, Die Arillargebilde der Pflanzensamen[2]).

Besondere Aufmerksamkeit wird ferner erregt durch das Herabhängen der Kerne an Fäden, die aus dem Funiculus hervorgegangen sind, so daß die Kerne deutlich hervortreten und auch etwas vom Winde hin und her bewegt werden können; meist sind sie noch anders gefärbt als die fleischigen Teile der Frucht. So bei Evonymus und Magnolia; weitere Fälle finden sich bei LUDWIG aufgezählt.

Wie bei Viburnum- und Centaurea-Arten die Auffälligkeit des Blütenstandes für Insekten durch große, aber sterile Randblüten erhöht wird, so wirken nach LUDWIG (l. c. p. 364—365) bei Vögeln in derselben Weise gewisse grell gefärbte Fleischfrüchte, die aber taub, also kernlos sind, nämlich bei der Commelinacee Campelia, bei einer Butiapalme und bei der Bromeliacee Aechmea calyculata. Die tauben Früchte

---

1) v. TUBEUF, Ueber die Biologie unserer Loranthaceen. Natur und Kultur. 5. Jahrg., Heft 7 u. 8.

2) ENGLERS botanische Jahrbücher, Bd. XIII, 1891, p. 533—535.

sollen sich nach FRITZ MÜLLER, dessen Beobachtungen LUDWIG anführt, in großer Zahl finden, und zwar entweder zwischen normal entwickelten Früchten sitzen, oder deren Bildung vorangehen. Nicht immer also ist die Kernlosigkeit von Fleischfrüchten auf Rechnung der Kultur zu setzen, die, wie HILDEBRAND (l. c. p. 125 bis 126) darlegt, aus wilden, kernhaltigen Stammformen durch die auswählende Tätigkeit des Menschen kernlose erzogen hat; so bei einigen Arten von Birnen, Weinbeeren, Feigen, Orangen, Datteln und anderen mehr. Die eigentliche Ursache des Fehlens der Kerne[1]), z. B. bei Vitis vinifera, liegt darin, daß eine wirkliche Befruchtung trotz eingetretener Bestäubung und Keimung der Pollenkörner nicht erfolgt ist; zur Entwickelung des Fleisches, das übrigens um so reichlicher auftritt, je mehr Kerne zur Ausbildung kommen, ist diese unvollkommene Bestäubung aber unbedingt nötig.

Ausnahmsweise bleiben auch reife Fleischfrüchte grün. So erwähnt LUDWIG (l. c. p. 380) von Linnaea borealis, daß die Beeren auch bei voller Reife noch frisch grün aussehen; als Grund für diese auffällige Erscheinung gibt er an, daß die Früchte durch Klebmittel und nicht endozoisch verbreitet werden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie durch Vögel vollständig vertilgt werden würden, wenn sie bunt gefärbt wären.

Von weit geringerer Bedeutung als die hervorstechenden Farben sind für die Vögel der gute Geschmack und angenehme Duft der fleischigen Früchte. Bereits in der Einleitung habe ich auf die geringe Ausbildung des Geschmacks- und Geruchsorganes hingewiesen; weiter unten (p. 486—499) wird noch ausführlich auf diese Fragen eingegangen werden.

Wo guter Geschmack und Geruch der Fleischfrüchte besonders ausgeprägt sind (Erdbeere, Himbeere, Quitte, Ananas, Aprikose, Pfirsich), dürften sie wahrscheinlich mehr für Säugetiere als für Vögel wichtig sein. In der Tat sind die betreffenden Organe bei Säugetieren viel empfindlicher als bei Vögeln; es soll jedoch

1) Vgl. MÜLLER (Thurgau), Ueber den Einfluß der Samenausbildung auf die Entwickelung und Beschaffenheit des Fruchtfleisches. Berichte der Schweizer bot. Gesellschaft, Bern 1893, Heft 3. Ferner: MÜLLER (Th.), Die Abhängigkeit der Ausbildung der Traubenbeeren und einiger anderer Früchte von der Entwickelung der Samen. Landwirtschaftliches Jahrb. der Schweiz, 1898.

durchaus nicht behauptet werden, daß Geruch und Geschmack bei den letzteren überhaupt nicht mitwirken könnten.

Die für unseren Geschmack oder Geruch angenehmen Fleischfrüchte finden sich meist entweder dicht über der Erde (Erdbeere, Brombeere, Johannisbeere usw.), oder aber auf Bäumen (Obstsorten), weniger jedoch auf höheren Sträuchern, wo die uns schlecht schmeckenden fleischigen Früchte vorherrschen (z. B. Rhamnus-, Cornus-, Viburnum-Arten). Die zuerst genannten Orte sind für Säugetiere leicht zugänglich, entweder direkt, oder durch Klettern (Affen), während die Sträucher mehr den Vögeln vorbehalten zu sein scheinen; tatsächlich stehen uns Geschmack und Geruch der Säugetiere weit näher als die der Vögel.

Die hier erörterten Anlockungsmittel für Vögel, besonders also die bunten Farben der Fleischfrüchte, wurden hauptsächlich deshalb näher behandelt, weil man von ihnen Schlüsse ziehen kann auf Schutzeinrichtungen gegen unbefugten Vogelfraß. Um nämlich zu Schutzeinrichtungen zu gelangen, brauchen wir uns nur das Gegenteil dieser Anlockungsmittel vorzustellen, also vor allem unscheinbare Farben, die mit denen der Umgebung übereinstimmen. Auf diese Weise werden die Samen und Früchte, fleischige sowohl wie nicht fleischige, den Blicken der Tiere entzogen; sie müssen also, wenn Schutzeinrichtungen gegen Vögel nötig sind, grün gefärbt sein, solange sie auf der Pflanze sitzen, d. h. vor und während der Reife, andererseits aber bräunlich (= erdfarben), sobald sie abgefallen sind, d. h. nach der Reife. Dagegen können wir kaum erwarten, daß schlechter Geschmack und Geruch wirksam sind; wohl aber dürfte eine nicht fleischige, d. h. harte und trockene Beschaffenheit, von großer Bedeutung sein. Es ist hier nicht der Ort, auf diese Verhältnisse näher einzugehen, sondern es wird bei späteren Gelegenheiten geschehen.

Obwohl streng genommen nicht zum Thema gehörig, ist es vielleicht doch gestattet, an dieser Stelle einige Bemerkungen zu machen über die wichtigsten Wirkungen, die die Vögel durch das Verzehren von fleischigen Früchten auf das Vorkommen derselben und die Verbreitung der Pflanzen ausüben.

Kein Zufall scheint es zu sein, daß sich fleischige Früchte meist an Sträuchern, weniger aber an Kräutern und Bäumen vor-

finden. Wie z. B. HILDEBRAND[1]), HUTH[2]) und SERNANDER[3]) ausgesprochen haben, ist diese Tatsache vielmehr auf die auswählende Tätigkeit der Vögel zurückzuführen, die ja zum größten Teile in Gebüschen nisten. Die meisten Bäume dürften durch den Wind, die Sträucher endozoisch durch Vögel, die krautartigen Pflanzen epizoisch oder, soweit sie freistehen, ebenfalls durch den Wind verbreitet werden. Bei der geringeren Anzahl von fleischfrüchtigen Arten dicht über der Erde oder auf Bäumen scheint, wie schon erwähnt, die Verbreitung endozoisch weniger durch Vögel, als vielmehr durch Säugetiere zu erfolgen.

Auch das zeitliche und räumliche Auftreten der Fleischfrüchte steht in Zusammenhang mit den Vögeln. Bezüglich der Jahreszeit ist zu sagen, daß sie in den meisten Fällen im Herbste reifen und den Winter über unverdorben an der Pflanze verharren, so daß sie zu den „Winterstehern" SERNANDERS (l. c. p. 453 f.) gerechnet werden müssen. Während des Sommers steht den Vögeln genug andere Nahrung zur Verfügung; im Winter aber sind ihnen die Fleischfrüchte besonders willkommen[4]), weil das Futter knapp geworden ist.

Was das räumliche Vorkommen der fleischigen Früchte betrifft, so führt FOCKE (l. c. p. 105) an, daß in Südafrika, auf dem Australkontinent und auf Neuseeland die Zahl der einheimischen Fleischfrüchte eine sehr geringe ist, weil es dort an Vögeln (und Säugetieren) mangelt. Ebenso treten sie aus demselben Grunde in höheren Regionen, z. B. in den Alpen[5]), sehr zurück; die Verbreitung findet hier hauptsächlich durch den Wind statt.

Wie wichtig die Tätigkeit der Vögel für die Pflanzenwelt ist, erhellt auch aus den Beobachtungen, die man[6]) über die Besiedelung von neuen Standorten gemacht hat, z. B. beim Trockenlegen eines Sees, bei neu entstandenen Inseln, oder beim Verfall von Ruinen. Als erste Ankömmlinge finden sich neben den durch den

---

1) HILDEBRAND, l. c. p. 160.

2) HUTH, Die Anpassungen der Pflanzen an die Verbreitung durch Tiere. Kosmos V, 1881, Heft 4.

3) SERNANDER, Zur Verbreitungsbiologie der skandinavischen Pflanzenwelt. Upsala 1901, p. 454.

4) Vgl. FOCKE, Die Verbreitung der Pflanzen durch Tiere. Kosmos V, 1881, p. 102.

5) Vgl. SCHRÖTER, Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1904 bis 1908.

6) FOCKE, l. c. p. 104 und SERNANDER, l. c. p. 454—455.

Wind verbreiteten Arten mit Flugorganen die fleischfrüchtigen Gewächse, wenn auch der Wind von größerer Bedeutung ist als der Vogel.

Ein anderer Vorteil, den die fleischfrüchtigen Pflanzen durch die Vögel genießen, ist der, daß sie auf diese Art an Orte gelangen können, die ihnen sonst vermöge ihrer Struktur völlig unzugänglich wären. So treten sie auf als „Ueberpflanzen" im Sinne KERNERS [1]) oder als Epiphyten auf Bäumen, ferner auf Mauern, Türmen, Felswänden, Dächern, Ruinen usw. [2]), lauter Plätze, die auch andere Pflanzen nur durch Ausbildung besonderer Organe erreichen können, z. B. Flugorgane für den Wind und Klettereinrichtungen zum Anheften an Tiere. Man hat an solchen Orten fast alle fleischfrüchtigen Arten gefunden, hauptsächlich Ribes, Rubus, Sorbus, Fragaria, Solanum, Sambucus und Lonicera-Arten. Einige Pflanzen, besonders Viscum album, können nur auf Bäumen leben und sind zur Erreichung dieses Standortes auf Vögel angewiesen (vgl. p. 479—480).

Schließlich sei es nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß nicht alle Fleischfrüchte zur Verbreitung durch Vögel geeignet sind. Vor allem bietet die Größe mancher Früchte Schwierigkeiten; oft sind die Kerne so groß, daß die Vögel das Fleisch nur abnagen, die Kerne aber übrig lassen (Kirschen, Pflaumen, Pfirsiche und Aprikosen), oder aber die Früchte sind als Ganzes zu groß, als daß sie verzehrt werden könnten (Aepfel, Pomeranzen, Kürbisse, Bananen und zahlreiche andere tropische Gewächse). HILDEBRAND (l. c. p. 127—128) sucht diese Verhältnisse auf den Einfluß des Menschen zurückzuführen, der aus kleinen Stammformen die großen Kulturformen herangezogen hat. FOCKE dagegen (l. c. p. 102) glaubt, daß sie nicht der Verbreitung durch Vögel, sondern durch Säugetiere, besonders Affen und Bären, angepaßt seien. Von Fall zu Fall dürfte bald die eine, bald die andere

1) KERNER, Pflanzenleben Bd. I, 1887, p. 52.

2) Man vergleiche neben anderen Autoren besonders HUTH, Die Anpassungen der Pflanzen an die Verbreitung durch Tiere. Kosmos V, 1881, Heft 4; JAAP, Ueberpflanzen bei Bad Nauheim in Oberhessen, Deutsche botan. Monatsschrift, 1899, No. 9 u. 10; JAAP, Auf Bäumen wachsende Gefäßpflanzen in der Umgegend von Hamburg. Abhandl. d. naturw. Vereins in Hamburg 1897; SCHIMPER Botanische Mitteilungen aus den Tropen, Heft 2: Die epiphytische Vegetation Amerikas, Jena 1888.

Ansicht zutreffen; bisweilen könnten beide Umstände auch zusammenwirken.

Da, wie genügend auseinandergesetzt worden ist, im Verzehren der fleischigen Früchte kein unbefugter, sondern ein befugter Vogelfraß vorliegt, der durch verschiedene Anlockungsmittel begünstigt wird, dürfen im Fleische keine Stoffe vorhanden sein, welche die Tiere abschrecken könnten, oder mit anderen Worten, es dürfen im Fleische keine Schutzeinrichtungen gegen Vogelfraß vorkommen. Mithin dienen alle Substanzen, die gegen andere Tiere (Raupen, Schnecken, Würmer, manche Säugetiere) als Schutzmittel gedeutet werden können, seien sie nun mechanischer oder chemischer Art, im allgemeinen, soweit sie im Fruchtfleische enthalten sind, auf keinen Fall dazu, die Vögel abzuhalten; gegen alle diese Schmerz erzeugenden oder schlecht schmeckenden Stoffe müssen sie zum mindesten unempfindlich sein. Damit soll aber durchaus nicht gesagt werden, daß sie auch gegen andere Tiere unwirksam sein müßten.

Es seien zunächst die mechanischen Mittel ins Auge gefaßt, die auf Vögel keinen Einfluß ausüben dürfen.

In vielen Fleischfrüchten sind Rhaphiden eingelagert, jene Kristallbündel von Calciumoxalat, die nach den Untersuchungen Stahls[1]) einen ausgezeichneten Schutz gegen Schnecken und andere Tiere gewähren. Ich möchte hier eine Stelle über diesen Gegenstand aus dem zitierten Werke von Stahl wörtlich anführen (p. 96):

„Wenig empfindlich oder vielleicht ganz unempfindlich gegen Rhaphiden sind viele beerenfressende Vögel (Amseln, Drosseln, Hühnerarten), welche namentlich im Winter ganz beträchtliche Mengen nadelführender Beeren verzehren. So werden die Beeren von Phytolacca decandra, Ampelopsis quinquefolia, Convallaria majalis, Asparagus officinalis, Tamus communis usf. in beträchtlichen Quantitäten und ohne Schaden von den beerenfressenden Vögeln genossen."

Ferner gehören hierher die Borstenhaare, die man in den Früchten von Rosa-Arten findet. Jeder, der einmal Hagebutten entkernt hat, weiß, wie unangenehm diese Haare an den Fingern jucken, und beim Genuß von Speisen, die aus Hagebutten

1) Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jena 1888, p. 84—100.

hergestellt worden sind, verspürt man ein unangenehmes Kratzen im Halse, wenn nicht sämtliche Haare vorher sehr sorgfältig entfernt waren. So erscheint es begreiflich, daß sie tatsächlich einen Schutz gegen den unbefugten Fraß gewisser Tiere, nämlich von Mäusen, bieten; auf diese Frage wird am Ende der Arbeit eingegangen werden. Auf Vögel aber haben sie nicht den mindesten abschreckenden Einfluß; nach KEMPSKI[1]) werden die Hagebutten vom Birkhuhn (Tetrao tetrix) und von Drosselarten (Turdus-Arten) in großen Mengen vertilgt, außerdem verzehren die Gimpel (Pyrrhula europaea) gern das Fruchtfleisch, und zwar unbefugterweise, da sie die Kerne zurücklassen (vgl. unten p. 505).

Man kann jedoch vermuten, daß ein Unterschied bestände zwischen der Verdauung der Früchte mit Haaren und der ohne Haare, nämlich insofern, daß die Haare den Darmkanal derart reizten, daß die Verdauung schneller von statten ginge, die Kerne also eine kürzere Zeit den Verdauungssäften ausgesetzt wären und die Möglichkeit der Bewahrung ihrer Keimfähigkeit eine größere sei. Die Experimente bestätigten diese Annahme nicht; außerdem würde es bei der sehr dicken Schale der Hagebuttenkerne kaum darauf ankommen, ob sie etwas längere oder kürzere Zeit im Vogelorganismus verweilten. Bei Versuchen mit Hühnern konnte nicht der geringste Unterschied wahrgenommen werden zwischen den Fütterungen von Hagebutten mit Haaren und denen von solchen Früchten, aus welchen vorher sämtliche Haare durch Auskratzen sorgfältig beseitigt worden waren. In beiden Fällen gingen die Kerne unverletzt, und zwar nur durch den Darm ab (Unterschied von der Amsel, erklärlich aus der Größe des Huhnes); die Zeitdauer war in beiden Experimenten dieselbe, nämlich etwa eine Stunde. Es wurden verfüttert: 1) Die Kerne ohne Haare, 2) die Kerne mit Haaren, 3) das Fleisch ohne Haare, 4) das Fleisch mit Haaren und 5) halbierte Früchte ohne Entfernung der Kerne und Haare. Freiwillig nahmen die Tiere nichts zu sich; alles mußte zwangsweise beigebracht werden, wie es p. 456 f. geschildert wurde. Die Verdauung wurde wohl durch das Fleisch, nicht aber durch die Haare beschleunigt; Fleisch mit Haaren und solches ohne Haare zeigte also dieselbe Verdauungsdauer. Manche Kerne blieben lange im Kropfe und Magen liegen; als ein Huhn

1) KEMPSKI, Ueber endozoische Samenverbreitung und speziell die Verbreitung von Unkräutern durch Tiere auf dem Wege des Darmkanals. Diss. Rostock, 1906, p. 4.

nach etwa 8 Tagen geschlachtet wurde, fanden sich immer noch viele Kerne im Magen vor.

Aehnliche Experimente wurden mit Amseln und einem Dompfaff (= Gimpel) vorgenommen; der Erfolg war genau derselbe. Beide Vögel fraßen die Hagebutten freiwillig; beim Dompfaff ist jedoch obige Einschränkung zu beachten. In keinem Falle kümmerte sich irgendein Vogel auch nur im geringsten um die Borstenhaare. Bei der Amsel, welche die Früchte, soweit sie nicht zu groß waren, ganz hinunterschluckte, wurde etwa die Hälfte der Kerne ausgespieen, die andere Hälfte aber durch den Darm entleert, ganz gleich, ob sie mit oder ohne Haare vorgelegt waren (im letzteren Falle waren die Hagebutten zum Entfernen der Haare natürlich geöffnet worden); folglich haben diese Gebilde auch keinen Einfluß auf das Ausspucken der Kerne.

Eine andere Art mechanischen Schutzes könnte von dem Schleime ausgehen, den wir in manchen fleischigen Früchten finden. Schnecken z. B. ist es nach Stahl unmöglich (l. c. p. 77—83), schleimigen Pflanzenteilen beizukommen, weil die zur Zerreibung der Nahrung dienende, mit spitzen Zähnen besetzte Radula von der schleimigen Masse einfach abgleitet.

Bei den Vögeln, speziell Weichfressern, fällt diese Wirkung selbstverständlich fort, da sie ja keine Zähne haben, vielmehr die fleischigen Früchte unzerkleinert verschlingen. So werden die Beeren von Viscum album durch viele Vögel verzehrt, nach Kempski (l. c. p. 2) durch Taubenarten (Columba palumbus und C. oenas), ferner durch den Seidenschwanz (Bombycilla garrula) und durch Drosselarten (Turdus viscivorus = Misteldrossel, T. merula = Amsel und T. pilaris = Wacholderdrossel); ein Vogel, Turdus viscivorus, hat sogar nach seiner Vorliebe für diese schleimigen Früchte seinen Namen erhalten. Der klebrige Schleim hat neben anderen Funktionen vor allem eine wichtige Bedeutung für die Pflanze. Die Kerne werden von den Vögeln zwar ausgespieen, bleiben aber bekanntlich wegen des ihnen anhaftenden Schleimes am Schnabel kleben. Nun suchen sich die Tiere des unbequemen Hindernisses zu entledigen und streifen es auf die Aeste der Bäume ab; natürlich haften die Kerne dort fest und haben auf diese Weise einen ihnen zusagenden Ort für die Keimung gefunden.

Bei Versuchen mit einer Amsel, die die Beeren nicht besonders gern verzehrte, waren die Kerne oft an den Stäben des Käfigs festgeklebt. Im Freien kann man sehr häufig auf Obst-

bäumen solche angeheftete Kerne sehen. Bisweilen hängen sie auch, zu Schnüren von 4—5 Stück vereinigt, von den Zweigen herab; in diesem Falle sind sie durch eingetrocknete dünne Schleimfäden miteinander verbunden. Die Erklärung dieser Tatsache fällt leicht, wenn man annimmt, daß mehrere Kerne gleichzeitig oder kurz hintereinander durch Ausspucken aus dem Kropfe entfernt werden, sich aber dabei durch den Schleim noch berühren; sie bleiben am Schnabel hängen und werden dann abgestreift. Bei den Versuchen mit der Amsel waren die Kerne nur einzeln mit etwas Schleim bedeckt abgegeben worden. Mit einer Misteldrossel konnten leider keine Experimente ausgeführt werden, da ich einer solchen nicht habhaft werden konnte.

Außer durch Ausspeien kann bei manchen Vögeln eine Aussaat der Mistelkerne auch gelegentlich mit den Exkrementen erfolgen, mit denen sie auf den Aesten der Bäume festgekittet werden. Diese Art der Verbreitung ist jedoch weniger sicher, weil viele Kerne auf die Erde fallen und dort zugrunde gehen.

Weniger bekannt ist endlich eine dritte Verbreitungsmöglichkeit. Einige Früchte werden beim Pflücken durch die Vögel herabfallen; nach Kronfeld[1]) können sie dabei durch wiederholtes Anprallen an den Zweigen zerschellen und mittels des Schleimes haften bleiben. Natürlich gehen auch hierbei zahlreiche Keime verloren.

Wenn wir uns fragen, worin die Unempfindlichkeit der Vögel gegenüber mechanisch verletzend wirkenden Einrichtungen, wie den Rhaphiden und den Borstenhaaren bei Rosa, begründet sein mag (von der Schleimwirkung bei Viscum ist natürlich abzusehen), so müssen wir uns der in der Einleitung behandelten Beschaffenheit des Verdauungsapparates erinnern. Gerade diejenigen Teile, die bei anderen Tieren, z. B. Säugetieren, für Schmerzeinwirkungen besonders empfänglich sind, zeigen bei Vögeln einen hohen Grad von Widerstandsfähigkeit oder fehlen ganz; Lippen sind nicht vorhanden, die Mundhöhle einschließlich der Zunge ist verhornt und auch der Magen mit einer unempfindlichen Schicht überzogen. Die Speiseröhre und der Darmkanal dürften ebenfalls recht viel aushalten können.

Wenden wir uns nunmehr zu den Substanzen, die ihrer chemischen Beschaffenheit halber als Schutzeinrichtungen

1) Kronfeld, Zur Biologie der Mistel. Biol. Centralbl., 1887.

gelten könnten und gegenüber anderen Tieren auch wirksam sind. Es handelt sich hierbei um schlecht schmeckende, teilweise auch giftige Stoffe; dadurch, daß sie im Fleische von Früchten vorkommen, also auch von Vögeln gefressen werden, ist bewiesen, daß sie als Schutzeinrichtungen gegen diese Tiere nicht in Betracht kommen können.

Die folgenden Angaben sind aus Werken von Husemann[1]) und Czapek[2]) zusammengestellt worden, falls nichts anderes bemerkt worden ist. Es sei betont, daß nicht alle in Fleischfrüchten vorkommenden chemischen Substanzen aufgezählt worden sind, sondern nur die, welche als Schutzmittel angesehen werden könnten; jedoch wird auch in dieser Beziehung kein Anspruch auf Vollständigkeit erhoben. Auch habe ich durchaus nicht alle Fleischfrüchte angeführt, in denen ein bestimmter Stoff vorhanden ist; es wurde eben in jeder Beziehung nur eine Auswahl getroffen. Dagegen sind, um später Wiederholungen zu vermeiden, an geeigneten Stellen auch einige nicht fleischige Samen und Früchte mit aufgenommen worden, die anerkanntermaßen ein Lieblingsfutter vieler Vögel, natürlich hauptsächlich von Körnerfressern, bilden. Auch von Fleischfrüchten sind nur diejenigen erwähnt, von denen man sicher beobachtet hat, daß sie von Vögeln verzehrt werden; eine Aufzählung der betreffenden Vögel wird nur da erfolgen, wo es nötig erscheint, im übrigen wolle man eventuell in der auf p. 454—455 angeführten Literatur über diesen Punkt nachsehen.

Gerbsäuren oder Gerbstoffe finden sich in den Früchten von Vitis vinifera, Rhamnus cathartica und Sorbus aucuparia; nach Winckel[3]) kommt eine besondere Sorte Gerbstoff auch in Aepfeln, Birnen, Pflaumen, Kirschen, Stachelbeeren, Erdbeeren und verwandten Fruchtarten vor. Ferner weisen nach Pfeiffer[4]) die Arillen der Connaraceen einen großen Gerbstoffgehalt auf. Von nicht fleischigen Früchten ist vor allem Helianthus annuus zu nennen; auch die von manchen Vögeln verspeisten Eicheln können erwähnt werden.

---

1) Husemann-Hilger, Die Pflanzenstoffe. 2. Aufl., 2 Bände. Berlin 1882 u. 1884.

2) Czapek, Biochemie der Pflanzen, Bd. II, 1905.

3) Winckel, Ueber Gerbstoff im Fruchtfleische des Obstes. Zeitschr. d. Allgem. österr. Apothekervereins, Wien 1905, No. 40.

4) Pfeiffer, Die Arillargebilde der Pflanzensamen. Englers bot. Jahrb., Bd. XIII, 1891, p. 535.

Gegen manche Säugetiere sowie gegen Schnecken bilden diese Gerbsäuren, wie durch STAHLS Beobachtungen (l. c. p. 32—39) bekannt geworden ist, ein ausgezeichnetes Wehrmittel. Sie sind massenhaft in den verschiedensten Pflanzenteilen ausgeschieden und häufen sich besonders nach der Peripherie zu. Auch in manchen Knospen, die bekanntlich von einigen Vogelarten gern verzehrt werden (Dompfaff, Kreuzschnabel, Meisen, Haselhuhn)[1], dürften Gerbstoffe vorhanden sein.

Es seien hier noch einige andere Säuren kurz angefügt, von denen, soviel mir bekannt, eine Schutzwirkung auf Tiere bisher nicht festgestellt worden ist, aber doch vielleicht bei sehr empfindlichen Tieren angenommen werden könnte. Aepfelsäure ist frei oder als Salz gebunden in zahlreichen fleischigen Früchten aufgefunden, z. B. in Morus nigra, Berberis, Ribes-Arten, Sorbus aucuparia, Pirus-Arten, Rubus, Fragaria, Prunus-Arten, Vitis vinifera, Vaccinium und Sambucus. Ferner enthalten Vitis vinifera, Morus und Mahonia aquifolium Weinsäure, ebenfalls teils in freier, teils in gebundener Form. Sodann zeigen viele Fleischfrüchte einen Gehalt von Zitronensäure (frei oder gebunden), so Ribes grossularia und rubrum, Sorbus aucuparia, Fragaria-Arten, Rosa-Arten, Prunus padus, Pr. cerasus, Rubus Idaeus, Vaccinium Myrtillus, Vacc. Vitis Idaea, Solanum Dulcamara, Sol. lycopersicum und Sambucus racemosa. Endlich kommt Bernsteinsäure in Stachel- und Johannisbeeren, Aepfeln und Bananen vor, Salicylsäure in Fragaria, Rubus Idaeus und vielen anderen Fleischfrüchten, Phytolaccinsäure in Phytolacca decandra und Laurinsäure in Laurus nobilis. Diese Tabelle von Säuren könnte leicht erweitert werden.

Bitterstoffe wirken nach STAHL (l. c. p. 48) abschreckend auf Schnecken ein; ein solcher, Xylosteïn genannt, findet sich in den Früchten von Lonicera xylosteum.

Alkaloide und Glykoside dürften, wie bekannt, wegen ihres schlechten Geschmackes und ihrer Giftigkeit von den meisten Tieren gemieden werden, ebenso natürlich die mit ihnen durchtränkten Pflanzenteile. Einige Vertreter dieser Substanzen lassen sich nachweisen in den Früchten von Paris quadrifolia (Saponin), Convallaria majalis (Convallamarin und Con-

1) Vgl. oben p. 451.

vallarin), Daphne Mezereum (Daphnin), Atropa Belladonna (Atropin und Hyoscyamin), Solanum nigrum (Solanin), Solanum dulcamara (Solanin), Lonicera xylosteum (Xylostin) und in den nicht fleischigen Samen von Brassica-Arten (Sinigrin). Die Vogelarten, welche Fleischfrüchte dieser Gruppe verzehren, werden gleich nachher aufgezählt werden. Es soll jedoch durchaus nicht die Behauptung aufgestellt sein, daß alle Vögel gegen sämtliche Alkaloide und Glykoside unempfindlich wären.

Die Bedeutung der ätherischen Oele für die Pflanzen ist von verschiedenen Forschern auf verschiedenen Gebieten gesucht worden; am wahrscheinlichsten ist die von Stahl[1]) und Detto[2]) ausgesprochene und experimentell begründete Ansicht, daß sie als Schutzeinrichtungen gegen Tiere, insbesondere gegen Schnecken, aufzufassen seien. Solche ätherischen Oele verschiedener Art sind z. B. enthalten in den Früchten von Juniperus communis, Jun. Virginiana und Jun. Sabina (Pinen und Kadinen), deren Verbreitung durch sehr viele Vögel, besonders durch die Wacholderdrossel (Turdus pilaris) bekannt ist. Ferner gehört hierher Laurus nobilis (Eugenol, Pinen und Cineol), sowie Myristica fragrans (Myristicin, Dipenten und Pinen); die Muskatnüsse werden ihres Arillus halber nach Pfeiffer (l. c. p. 535) gern von Carpophaga- (Fruchttauben), Columba- (Holztauben) und Buceros-(Hornvögel-)Arten verzehrt. Endlich würden noch einige andere tropische Gewächse zu erwähnen sein, z. B. der Zimtbaum (Cinnamomum, enthält Phellandren, Pinen, Camphen, Kadinen); nach Kempski (l. c. p. 12) überläßt man auf Ceylon die Kultur dieses Baumes einzig und allein einer kleinen Elsterart, die sich von den aromatischen Beeren nährt und sie dabei aussät. Es sei aber gleich an dieser Stelle darauf aufmerksam gemacht, daß nicht alle ätherischen Oele den Vögeln gleichgültig oder gar angenehm sind; auf diese Frage wird später, besonders bei den Umbelliferen, noch eingegangen werden.

Eine recht merkwürdige Tatsache ist es, daß zahlreiche Vögel manche für die meisten anderen Tiere giftige, oft sogar tödlich wirkende Früchte ohne jeden Schaden vertragen können, auch wenn sie in beträchtlichen Mengen genossen werden. Bei Daphne Mezereum handelt es sich nach Kempski (l. c. p. 6)

---

1) Stahl, l. c. p. 44—48.

2) Detto, Ueber die Bedeutung der ätherischen Oele bei den Xerophyten. Flora, 1903, p. 147—199.

hauptsächlich um Sylvia- (Grasmücken) und Motacilla- (Bachstelzen-)Arten, nach Huth[1]) auch um Muscipeta albicollis und Turdus-(Drossel-)Arten, sowie andere Vögel. Viele Drosseln stellen Atropa Belladonna gierig nach (Ludwig, l. c. p. 371), ebenso Solanum nigrum und Sol. Dulcamara. Paris quadrifolia wird von Sylvia salicaria (Gartengrasmücke, nach Holmboe, l. c. p. 312) aufgenommen, wahrscheinlich auch noch von anderen Vögeln, und Lonicera-Arten vom Rotkehlchen (Erithacus rubeculus) und anderen. Endlich werden die giftigen Früchte von Evonymus-Arten massenhaft durch das Rotkehlchen verspeist, so daß sie den Namen Rotkehlchenbrot erhalten haben.

Ohne Zweifel werden von Körnerfressern ebenfalls manche Samen und Früchte, die auf andere Tiere giftig wirken, ohne Nachteil genossen. Bei Kerners Fütterungsversuchen (l. c. p. 800) verschmähte eine Singdrossel die unter die gewöhnliche Nahrung gemengten Samen von Tabak, Bilsenkraut und Fingerhut nicht und erlitt dadurch keine schädlichen Folgen; es ist jedoch daran zu erinnern, daß die Singdrossel im Freien als Weichfresser keinerlei trockene Nahrung aufnimmt. Wenn bei diesen Experimenten Kerner gefunden hat, daß Phytolacca die Erkrankung einer Singdrossel herbeiführte, so dürfte diese Erscheinung wohl in irgendeinem äußerlichen Zufalle ihren Ursprung haben, der mit dem Versuche zusammentraf; nach Hildebrand (l. c. p. 27) genießen Vögel aller Art, besonders Schwarzdrosseln, diese Früchte sehr gern.

Man könnte den Einwand erheben, daß die einzelnen Fleischfruchtarten oft nur von bestimmten Vögeln verzehrt werden, also durchaus nicht von den Vögeln im allgemeinen. Demnach könnte auch das Vorkommen eines mechanisch oder chemisch wirkenden Stoffes in einer Fleischfrucht höchstens beweisen, daß einzelne Vogelarten gegen denselben unempfindlich seien, und diese Folgerung dürfte durchaus nicht auf alle Vögel ausgedehnt werden. Man könnte also sagen, daß es sich hier stets um Spezialisten handle (vgl. p. 446). Demgegenüber muß aber wiederholt werden, daß unter den Begriff Spezialisten nur solche Tiere fallen, die mit Gegenanpassungen an Schutzeinrichtungen der Pflanze ausgerüstet sind. Davon kann jedoch bei fleischigen Früchten nicht die Rede

1) Huth, Die Anpassungen der Pflanzen an die Verbreitung durch Tiere. Kosmos V, 1881, Heft 4.

sein, denn es ist für sie von Vorteil, wenn im Fleische keine Schutzmittel, sondern Anlockungsmittel vorhanden sind. So sehen wir in der Tat, daß zur Zeit der Not, also besonders im Winter, sämtliche Weichfresser, ja oft auch Körnerfresser, alle möglichen fleischigen Früchte aufsuchen; auch bei den Versuchen im Käfig fraßen Amseln und andere Weichfresser fast alle ihnen vorgelegten Fleischfrüchte, wenn sie hungrig waren. Ferner ist zu bedenken, daß aller Wahrscheinlichkeit nach die Beobachtungen noch nicht zahlreich genug sind, um mit Bestimmtheit sagen zu können, daß eine gewisse Fleischfrucht nur von den bereits festgestellten Vögeln verzehrt wird; es kann vielmehr angenommen werden, daß weit mehr Vogelarten sich von einer Fleischfruchtsorte nähren, als wir bis jetzt wissen.

Dennoch ist nicht zu leugnen, daß die meisten Vögel wenige Fleischfruchtarten den anderen vorziehen, wenn ihnen die Wahl freisteht, wobei jedoch jede Frucht ihren besonderen Liebhaber findet und nicht etwa eine von allen Tieren verschmäht wird. Diese Tatsache hängt wohl der Hauptsache nach damit zusammen, daß bestimmte Vogelarten vermöge ihrer Schnabelgröße und -form, die ja kaum bei zwei Arten völlig übereinstimmen, der einen Fleischfrucht leichter beizukommen vermögen als der anderen; ferner damit, daß sie für eine gewisse Farbe eine besondere Vorliebe besitzen, beispielsweise für die rotfrüchtigen Arten mehr als für die gelben, blauen, schwarzen und weißen; endlich wäre es auch denkbar, daß der Geruch und Geschmack einer bestimmten Fleischfrucht einem gewissen Vogel besonders gefallen, denn wenn auch Geruchs- und Geschmacksorgane der Vögel wenig entwickelt sind, so dürfen sie doch nicht gänzlich ausgeschaltet werden (vgl. p. 494 f.).

Wie aber kann die Widerstandsfähigkeit der Vögel gegenüber den oben geschilderten Giften und schlecht schmeckenden Substanzen, also gegenüber chemischen Stoffen, die andere Tiere zurückschrecken, erklärt werden? Die Immunität gegen die genannten Gifte ist nicht leicht zu begründen; man kann nur annehmen, daß sich die Vögel allmählich an die schädlichen Substanzen gewöhnt und angepaßt haben, so daß nicht allein die Früchte durch die Vögel, sondern auch die Vögel durch die Früchte beeinflußt worden wären.

Weit einfacher scheint es dagegen, die Unempfindlichkeit gegen schlecht schmeckende Substanzen einzusehen. Man braucht sich

nur vorzustellen, daß die chemischen Sinne der Vögel, also der Geschmackssinn, eventuell bei unangenehm duftenden Früchten auch der Geruchssinn, wenig ausgeprägt seien, ein Schluß, der bei der geringen Ausbildung der betreffenden Organe außerordentlich nahe liegt.

3. Versuche über den Geschmackssinn der Vögel.

Damit sind wir wieder bei den Sinnesorganen der Vögel angelangt, die bereits in der Einleitung kurz charakterisiert wurden. Es ist dort schon hervorgehoben worden, wie wichtig das Auge zum Auffinden der Nahrung ist. Von den beiden anderen Sinnen, die für die Auswahl des Futters in Betracht kommen, ist der wichtigere entschieden der Geschmack. Es dürfte hier der passende Ort sein, einige Versuche über den Geschmackssinn der Vögel einzuschieben; dieselben wurden angestellt, weil die mir zugängliche Literatur über diese Frage keine befriedigende Auskunft gab. Experimente über den weniger entscheidenden Geruchssinn habe ich nicht ausgeführt.

Zu diesen Versuchen wurden die verschiedensten Vögel herangezogen, Weichfresser sowohl wie Körnerfresser, nämlich Amsel (Turdus merula), Baumkleiber (Sitta caesia), Rotkehlchen (Erithacus rubeculus), Kohl-, Blau- und Sumpfmeise (Parus major, caeruleus und fruticeti); ferner von Körnerfressern Dompfaff (Pyrrhula europaea), Stieglitz (Carduelis elegans), Grünfink (Chloris hortensis) und Edelfink (Fringilla coelebs).

Verwendung fanden lauter schlecht oder scharf schmeckende Substanzen, und zwar nicht nur solche, die in Früchten vorkommen, sondern auch im Pflanzenreiche, speziell in Samen und Früchten unbekannte Stoffe. Die Methoden, nach denen bei diesen Experimenten verfahren wurde, sind bei den einzelnen Versuchen angegeben; meist mischte ich die Substanzen unter das gewöhnliche Futter der Tiere, so daß sie in demselben gleichmäßig verteilt waren. Bemerkt sei noch, daß bei sämtlichen Experimenten, wenn nicht ausdrücklich etwas anderes gesagt worden ist, die Vögel nicht oder nur wenig hungrig waren. Es erwies sich als vorteilhaft, das Futter vor Beginn der Versuche auf etwa eine halbe Stunde zu entziehen, denn vollständig gesättigte Tiere lassen den Beobachter zu lange warten, bis sie wieder Appetit verspüren. Es ist nämlich nötig, beim Anfange des Versuches den Vögeln

zuzuschauen, um wahrzunehmen, ob sie das Futter gern verzehren oder nicht. Der durch das halbstündige Fasten hervorgerufene Hunger dürfte nur sehr mäßig sein, auf keinen Fall aber so groß, daß die Tiere ihnen nicht zusagende Stoffe sofort und ohne Widerstand fressen würden.

Tannin oder Gallusgerbsäure, der Gerbstoff der Eichengallen, schmekt den Menschen und vielen Tieren bekanntlich sehr unangenehm bitter und zusammenziehend (man vergleiche oben p. 482).

Unter das Futter für Weichfresser, sogenanntes Universalfutter, wurde so viel festes Tannin gemischt, daß es 5 Proz. der Gesamtmenge ausmachte. Das Ganze war, wie es bei dieser Sorte Futter wegen seiner Trockenheit auch unter normalen Verhältnissen immer nötig ist, mit frisch geriebener Mohrrübe, die man auch einfach durch Wasser ersetzen kann, angefeuchtet worden; also ist der Einwurf nicht möglich, die Vögel hätten das Tannin nicht schmecken können, da sie ja alles hätten trocken hinunterschlucken müssen. Auf 19 g Universalfutter + Mohrrübe kam beispielsweise 1 g Tannin; die Mischung wurde gekostet und schmeckte entsetzlich. Das so behandelte Futter wurde einer Amsel und einem Baumkleiber vorgesetzt; beide Vögel fraßen wiederholt und scheinbar gern davon, ohne irgendwie zurückzuschaudern. Der Kleiber erhielt mehrere Tage lang nur diese tanninhaltige Nahrung; er schien sie stets mit größtem Appetite zu verzehren und nicht weniger als sonst aufzunehmen. Auch ein Rotkehlchen bekam davon zu fressen; dieses kostete erst, als es hungrig geworden war, fraß aber dann wiederholt und ohne Abscheu.

Ferner wurde ein dünner Brei von Tannin zurechtgerührt und darin Mehlwürmer herumgewälzt, eine Lieblingsspeise der Weichfresser, so daß jene ganz mit Gerbsäure bedeckt waren; leider starben die Tiere meist bald darauf. Trotzdem wurden sie von Amseln, Kohl-, Blau- und Sumpfmeisen, Kleiber und Rotkehlchen vertilgt, wenn auch vielleicht nicht ganz so gern wie gewöhnliche Mehlwürmer. Alle Vögel außer den Meisen schlangen die Tiere ganz hinunter; die Meisen aber, denen sie zu groß waren, zerstückelten sie mit dem Schnabel, wobei sie die Mehlwürmer zwischen den Krallen festhielten, und fraßen die einzelnen Brocken nacheinander.

Ein besonders begehrtes Futter für Körnerfresser, das aber auch von manchen Weichfressern, z. B. Meisenarten, als Delikatesse

genossen wird, sind Hanfkörner. Solche Hanfkörner wurden gequetscht, d. h. ihre Schalen durch eine Hanfmühle zerbrochen, und eine Stunde lang in konzentrierte Tanninlösung gelegt. Nun ist es zwar sehr fraglich, ob der fette Hanfsame irgendwelche Flüssigkeit und mit ihr die gelöste Substanz aufnimmt, aber es ist schwer, für Körnerfresser ein gleich gern gefressenes Korn zu ermitteln, das nicht ebenfalls fetthaltig, aber doch für Beobachtungen groß genug ist, und dessen Schalen sich ohne Zerstückelung des Ganzen gleich mühelos öffnen lassen, damit die Substanz auch nach dem Innern dringen kann. Beim Kosten schmeckte der eingeweichte Hanf stark nach Tannin, auch als er oberflächlich trocken geworden war. Zweifellos war zwischen Samen und Samenschale eine genügende Menge Gerbsäure zurückgeblieben; trotzdem soll auf diese Versuche mit Hanf nicht viel Wert gelegt werden, sie sollen vielmehr nur da Berücksichtigung finden, wo ihre Richtigkeit durch andere einwandfreie Experimente mit derselben Substanz bestätigt wird.

Als die Hanfkörner nach dem Verweilen in Tanninlösung äußerlich abgetrocknet waren, gab ich sie einem Dompfaff und sämtlichen Meisenarten; alle Vögel verzehrten sie, ohne Anstoß zu nehmen. Der Dompfaff nimmt die ganzen Körner in den Schnabel und wälzt sie mit der Zunge so lange hin und her, bis sie die zum Zerbeißen geeignete Lage erlangt haben; auf diese Weise kommt die Zunge gründlich mit allen Teilen des Kornes in Berührung. Die Meisen dagegen besitzen als Weichfresser einen zum Zerbeißen ungeeigneten Schnabel; sie nehmen jeden Samen zwischen die Krallen, hacken ihn geschickt mit dem Schnabel auf und fressen ihn dann aus. Dompfaff sowohl wie Meisen lassen die unbrauchbaren Schalen zurück.

Sodann wurden unter zerriebene Walnüsse 5 Proz. festes Tannin gemischt; dieses Futter erhielten Dompfaff und Meisenarten, die es anstandslos verzehrten.

Alle Vögel fraßen die gerbsäurehaltige Nahrung vollständig auf; kein einziger ließ etwa nach dem ersten Bissen ab, was er getan haben würde, wenn er ihm schlecht schmeckte.

Nunmehr nahm ich einen größeren Prozentsatz Tannin; unter alle verwandten Futtersorten wurden etwa 10 Proz. trockene Gerbsäure gemengt. Amsel, Kleiber und Dompfaff verweigerten die Annahme nicht, wenn sie auch wesentlich langsamer und sichtlich ungern daran gingen; die Meisen jedoch und das Rotkehlchen fraßen auch bei stärkstem Hunger nur einen Teil.

Auch die Versuche mit den Mehlwürmern wiederholte ich in konzentrierterer Form; der Brei wurde nämlich dicker gemacht und so reichlich aufgestrichen, daß die Schicht Tannin auf den Würmern teilweise halb so stark war als diese selbst. Die Meisen eilten sofort herbei, standen aber bald von ihrem Vorhaben voll Entsetzen ab und wetzten ihren Schnabel wiederholt auf den Sitzstangen, um den unangenehmen, klebrigen Stoff wieder loszuwerden. Dann kamen sie wieder, ließen nochmals ab und so fort, bis endlich die Mehlwürmer ganz unbeachtet blieben. Der Brei war entschieden zu dick; er trocknete nach kurzer Zeit zu einer starren Kruste ein. Die Mehlwürmer starben sofort nach dem Einbringen in den Brei. Trotzdem brachten es Amsel und Kleiber fertig, wenn auch mit einiger Mühe, mehrere solche Tiere zu verzehren.

Kein Vogel erlitt irgendwelchen sichtbaren Schaden durch diese Experimente, trotzdem teilweise ganz beträchtliche Quantitäten Tannin vertilgt worden waren. So nahm der Kleiber bei einem Eigengewicht von etwa 22 g im Laufe von 5 Tagen etwa 3 g Tannin auf. Nur stellte sich in den meisten Fällen etwas Verstopfung ein, die aber bald wieder behoben wurde.

Zitronensäure zeigt zwar in geeigneter Verdünnung einen ganz angenehmen Geschmack, wirkt aber in solchen Konzentrationen, wie sie in den folgenden Versuchen angewandt wurden, sehr scharf und ätzend.

In eine etwa 7-proz. Lösung von Zitronensäure legte ich gequetschten Hanf und frische Ameisenpuppen hinein und nahm sie nach etwa 6 Stunden wieder heraus. Ohne sie vorher abzuspülen, wurden sie zum oberflächlichen Trocknen ausgebreitet und dann den Tieren vorgesetzt. Ameisenpuppen erhielten die drei Meisenarten, die sie teils ganz hinunterschluckten, teils nur stückchenweise ausfraßen, ferner Kleiber und Rotkehlchen, welche sie sämtlich unzerkleinert verschlangen; der Quetschhanf wurde an die drei Meisenarten, einen Stieglitz und Dompfaff verfüttert. Alle Vögel verzehrten diese Nahrung scheinbar gern, ohne etwas anderes zurückzulassen als die Schalen.

Ferner wurde etwas Zitronensäure zerstoßen und unter so viel angefeuchtetes Universalfutter gemischt, daß sie etwa 7 Proz. der Gesamtmenge betrug. Damit sich der Zitronensäuregeschmack der Futtermasse mitteilen konnte, ließ ich das Ganze eine Stunde stehen; dann wurde durch Kosten festgestellt, daß der Geschmack

durchaus nicht angenehm war. Rotkehlchen und Kleiber verhielten sich gegen dieses Gemenge wie gegen gewöhnliches Futter.

Endlich bekamen alle Vögel als Trinkwasser eine etwa $2^1/_2$-proz. Zitronensäurelösung; sie verweigerten dieselbe durchaus nicht.

Die meisten Tiere erhielten, um sie zu schonen, nur verhältnismäßig geringe Quantitäten Zitronensäure. Einige haben aber auch größere Mengen vertilgt, so eine Kohlmeise in Verbindung mit Ameisenpuppen und Quetschhanf, und der Kleiber zusammen mit Universalfutter; letzterer verzehrte an einem Tage etwa 1 g Zitronensäure. Eine nachteilige Wirkung war nirgends festzustellen.

Ameisensäure kommt meines Wissens für Früchte wenig in Betracht. Der Geschmack ist bekanntlich sehr scharf brennend, der Geruch stechend. Reine flüssige Ameisensäure wurde mit Wasser im Gewichtsverhältnis 1 : 10 verdünnt und darin sogenanntes „Waldfutter“ mehrere Stunden lang eingeweicht. Unter „Waldfutter“ verstehen die Vogelhändler die gewöhnliche Nahrung der Körnerfresser; es finden sich darin der Hauptsache nach die Samen und Früchte von Picea excelsa, Phalaris canariensis, Panicum miliaceum, Brassica-Arten, Cannabis sativa (gequetscht), Linum usitatissimum, Dipsacus laciniata und Lactuca sativa. Wenn auch nicht alle Körner den Geschmack der Ameisensäure angenommen hatten, so war es doch wenigstens bei einigen Arten der Fall, wie ich durch Kosten feststellte. Ferner wurde als Trinkwasser eine Lösung von 1 : 20 zurechtgemacht; sie schmeckte sehr intensiv nach Ameisensäure.

Beides, das Futter und die Lösung, erhielten eine Kohlmeise und ein Grünfink; sie fraßen und tranken wiederholt davon, und zwar nahm die Meise mehr flüssige, der Grünfink mehr feste Nahrung auf.

Ferner warf ich Mehlwürmer in reine Ameisensäure hinein; die Kohlmeise holte mit dem Schnabel die sich lebhaft krümmenden Tiere heraus und fraß sie ohne weiteres mit Behagen stückweise auf.

Einen äußerst widerlichen Geschmack zeigt die Pikrinsäure, welche auch noch giftig ist. Selbst in minimalen Mengen genossen schmeckt sie entsetzlich; das ekelhafte Gefühl hält lange an und ist nur durch andauerndes Gurgeln und Mundspülen zu beseitigen. Deshalb scheint Pikrinsäure zu Experimenten

über den Geschmack besonders geeignet, wenn man sie auch, soviel mir bekannt, bis jetzt im Pflanzenreiche noch nicht aufgefunden hat.

In einer etwa 3-proz. Lösung von dieser Säure wurde „Waldfutter" eine Nacht über stehen gelassen. Nach oberflächlichem Trocknen ohne vorheriges Abspülen hatte es durch die Pikrinsäure zum größten Teile eine gelbe Farbe angenommen, so daß die Körner ein ganz abweichendes Aussehen bekommen hatten. Außerdem bereitete ich als Trinkwasser eine nicht ganz 1-proz. Lösung der Säure; auch diese war gelb gefärbt und schmeckte selbst in kleinsten Quantitäten abscheulich. Dann wurde alles einer Kohlmeise und einem Grünfinken vorgesetzt.

Es ist bemerkenswert, daß beide Tiere, die etwas hungrig waren, zunächst überhaupt keinen Versuch machten, zu fressen oder zu trinken; für gewöhnlich fangen sie sofort damit an, wenn ihnen irgendein Futter hineingestellt wird. Beide trippelten nur bald um den Freßnapf, bald um das Trinkgefäß herum, sehnsüchtig hineinschauend, aber ohne etwas davon zu kosten. Diese Enthaltsamkeit kann unmöglich auf den schlechten Geschmack geschoben werden, weil sie ja noch nicht davon probiert hatten. Da nun aber Pikrinsäure geruchlos ist, so kann das Zurückschrecken der Tiere nur in der merkwürdigen, ungewohnten und verdächtigen Farbe seinen Grund haben. Näheres über diese Frage wird später im zweiten Teile (Versuche mit nicht fleischigen Samen und Früchten) erörtert werden; daselbst werden auch Experimente von SCHWARTZ[1]) mit künstlich gefärbten Körnern eingehende Berücksichtigung finden.

Endlich, nach längerer Zeit, während der die Tiere ihr Gebahren immer fortgesetzt hatten, kostete zunächst die Kohlmeise von der Lösung, schüttelte sich voll Widerwillen, kam aber bald wieder und trank wiederholt. Darauf machte sich auch der Grünfink an die Körner heran und verzehrte mehrere davon. Später nahm die Meise auch Körner, der Fink auch Getränk zu sich, wobei besonders die Meise immer Zeichen des Unbehagens von sich gab, trotzdem aber stets zurückkehrte, da Hunger und Durst

---

1) SCHWARTZ, Beiträge zur Ernährungsbiologie unserer körnerfressenden Singvögel. Arbeiten a. d. Kaiserl. Biol. Anstalt f. Land- u. Forstwirtsch., Bd. VI, 1908, p. 483; ferner SCHWARTZ, Saatenschutz gegen Krähen. Mitteilungen a. d. Kaiserl. Biol. Anstalt f. Land- u. Forstwirtsch., Heft 8, 1909, p. 35—39.

allmählich gewachsen waren. Die aufgenommene Nahrungsmenge blieb beträchtlich hinter der normalen zurück. Immerhin aber hatten beide Vögel so viel verzehrt, daß Schnabel und Exkremente hochgelb gefärbt waren. Sie erhielten etwa 8 Stunden lang kein anderes Futter; schließlich verweigerten sie es vollständig. Mehlwürmer mit einem dünnen Pikrinsäurebrei bestrichen wurden von der Meise anstandslos vertilgt. Irgendeinen sichtbaren Nachteil trugen die Tiere nicht davon. Als sie ihre gewöhnliche Nahrung wieder erhielten, fraßen sie mit größtem Appetite; auch die Exkremente nahmen bald wieder die gewohnte Beschaffenheit an.

Kaliumbioxalat (Sauerkleesalz) wirkt nach Stahl (l. c. p. 40) als Schutzeinrichtung gegen Schnecken; es kommt hauptsächlich in gewissen Blättern vor. Da es sehr scharf schmeckt und außerdem giftig ist, scheint es als Schutzmittel sehr geeignet zu sein.

Eine bei Zimmertemperatur gesättigte Lösung von Kaliumbioxalat in Wasser schmeckte sehr stark nach dem Salze. In dieser Flüssigkeit weichte ich mehrere Stunden lang frische Ameisenpuppen und gequetschte Hanfkörner ein. Die Ameisenpuppen bekamen die 3 Meisenarten (Kohl-, Blau- und Sumpfmeise) zu fressen, die Körner außer den bereits genannten noch ein Dompfaff und Stieglitz. Alle Tiere nahmen wiederholt davon, als ob es gewöhnliches Futter wäre; hätte es ihnen zu schlecht geschmeckt, so würden sie gleich nach dem ersten Versuche von ihrem Vorhaben abgelassen haben.

Ferner wurden unter angefeuchtetes Universalfutter 5 Proz. Kaliumbioxalat gemischt, so daß ebenfalls der intensive Geschmack vorhanden war. Dieses Gemenge verzehrten Rotkehlchen und Baumkleiber scheinbar ebenso gern, als ob der Zusatz nicht gemacht worden wäre.

Dem größten Teile der Tiere wurde, um einer möglichen schädlichen Wirkung vorzubeugen, nur wenig von dem Salze verabreicht. Größere Mengen dieses Kaliumbioxalat-haltigen Futters haben vertilgt: der Kleiber, im ganzen etwa 0,5 g Sauerkleesalz, eine Kohlmeise, die tagelang nur durchtränkte Hanfkörner erhielt, und zwei andere Kohlmeisen; letztere nährten sich von soviel geriebener Haselnuß mit einem Gehalte von 5 Proz. Kaliumbioxalat, daß auf jede etwa 0,5 g des Salzes kam. Schädliche Folgen traten nirgends ein, trotz der Giftigkeit für andere Tiere.

Auch stärkere Dosen von Kaliumbioxalat wurden verwandt. Einen mit Wasser angerührten dünnen Brei strich ich auf frische Ameisenpuppen; eine Kohlmeise nahm sie ohne Umstände und schluckte viele davon unzerkleinert hinunter. Als der Brei konzentrierter gemacht wurde, ließ das Tier die meisten Puppen liegen; nur einige wenige wurden höchst ungern gefressen.

Schließlich mögen noch einige Experimente mit Milchsaft erwähnt werden. In Samen und Früchten dürfte derselbe wohl selten von Wichtigkeit sein, um so mehr aber in Stengeln, Blättern und auch Wurzeln. Er besitzt nämlich einen ausgeprägt unangenehmen Geschmack, der vielleicht noch weniger zu ertragen ist wie der von Pikrinsäure. Aus diesem Grunde dürfte nach Kniep [1]) neben anderen Funktionen die Hauptrolle des Milchsaftes in dem Schutze bestehen, den er gegenüber den Angriffen von Schnecken und anderen Tieren gewährt.

Der Milchsaft von Euphorbia Myrsinites wurde abgezapft und in denselben Mehlwürmer und Quetschhanf hineingetan. Die Würmer zappelten ein wenig und waren bald tot; die Hanfkörner blieben eine Stunde lang darin. Dann wurden die Mehlwürmer den 3 Meisenarten, einem Kleiber und einer Amsel vorgelegt, die Hanfkörner den 3 Meisenarten, einem Edelfinken und einem Dompfaff. Die Meisen stürzten eilends auf die Mehlwürmer los und fingen an, sie zu zerstückeln, ließen aber sofort wieder ab, selbst wenn die Würmer sich noch bewegten. Kleiber und Amsel schluckten je einen Wurm hinunter, würgten ihn aber sofort mit allen Zeichen des Entsetzens unter Zuckungen wieder heraus. Kein Vogel rührte, auch als er sehr hungrig geworden war, ein zweites Tier wieder an, nachdem er das erste hatte fallen lassen; die Mehlwürmer blieben tagelang im Käfig liegen, während andere nicht behandelte Tiere sofort verzehrt wurden. Ebenso verschmähten sämtliche Vögel auch die eingeweichten Hanfkörner, selbst bei großem Hunger. Als die Körner aber vollständig trocken geworden waren — jetzt hatten sie eine klebrige Beschaffenheit erlangt — wurden einige wenige aufgenommen, aber auch nur sehr ungern. Sämtliche Vögel eilten sofort, wenn sie etwas verzehrt oder auch nur versucht hatten, an den Wassernapf und vertilgten verhältnismäßig große

1) Kniep, Ueber die Bedeutung des Milchsaftes der Pflanzen. Flora, 1905.

Quantitäten Wasser, gleich als wollten sie den häßlichen Geschmack hinunterspülen. Dauernden Schaden hat kein Vogel genommen.

Auch KNIEP hat in der oben zitierten Abhandlung (p. 191) auf das Verhalten von Vögeln zum Milchsafte hingewiesen. Er führt nämlich eine Mitteilung von KOSCHNY an, nach der die milchsafthaltigen Bäume von Castilloa elastica niemals durch Spechte angegriffen werden.

Solche Versuche über den Geschmackssinn der Vögel, wie sie hier mit Tannin, Zitronensäure, Ameisensäure, Pikrinsäure, Kaliumbioxalat und Milchsaft ausgeführt wurden, könnten leicht vermehrt werden, indem man beliebige andere schlecht schmeckende Stoffe nimmt.

Der Kleiber, der ja von Tannin, Zitronensäure und Kaliumbioxalat ganz erstaunliche Mengen gefressen hat, ist einige Zeit darauf gestorben. Da er jedoch inzwischen etwa 14 Tage lang seine gewöhnliche Nahrung verzehrte und die Sektion einen normalen Befund des Verdauungsapparates ergab, ist eine Nachwirkung dieser Versuche kaum wahrscheinlich. Uebrigens würde auch diese Frage keinen Einfluß auf die Resultate über den Geschmackssinn haben.

Was geht nun aus diesen Versuchen hervor? Jedenfalls so viel, daß der Geschmackssinn der Vögel nur sehr wenig ausgeprägt ist, wenn auch nicht behauptet werden kann, daß er vollständig fehlt. In solchen Quantitäten, wie sie hier verwandt wurden, kommen chemische Substanzen in Samen und Früchten kaum vor, so daß erwiesen sein dürfte, daß bei der Nahrungsaufnahme der Geschmackssinn, wenn überhaupt, nur eine untergeordnete Rolle spielt. Man kann also nicht erwarten, daß irgendwelche Substanzen, die als chemische Schutzeinrichtungen angesehen werden können, auf Vögel irgendwie wirken; höchstens wäre es denkbar bei den allerschärfsten Mitteln, wie etwa dem Milchsaft oder, wie sich später zeigen wird, einigen ätherischen Oelen.

Man darf aber auch andererseits nicht glauben, daß der Geschmackssinn überhaupt nicht vorhanden sei. Dafür spricht das Verschmähen des Futters mit hochprozentigem Tannin- und Kaliumbioxalatgehalt, ferner mit Pikrinsäure und Milchsaft. Noch überzeugender ist vor allem die Tatsache, daß, wenn man außer dem

mit chemischen Stoffen vermischten Futter noch unbehandeltes daneben stellt, dieses oft eher verzehrt wird als jenes; eine andere Erklärung, als daß es den Tieren besser schmeckt, ist kaum möglich. Trotzdem dürfte aber der Geschmack nicht hoch entwickelt sein, denn sie gehen meist sofort darauf zu dem anderen Futter über, was sie nicht täten, falls es ihnen gar nicht zusagte.

Bei entsprechenden Versuchen über den Geruch dürfte sich mit großer Wahrscheinlichkeit ähnliches ergeben.

Auch in den feineren anatomischen Verhältnissen des Vogelschnabels finden wir eine Bestätigung unserer Folgerungen. Bis zum Jahre 1904 hatte man bei Vögeln vollkommen vergeblich nach Geschmacksorganen gesucht; erst in diesem Jahre gelang es BOTEZAT[1]), sie in gewissen weichen Teilen der Mund- und Rachenhöhle nachzuweisen. Später machte W. BATH[2]) diesen Gegenstand zum Studium näherer Untersuchungen, die hier teilweise wiedergegeben werden sollen.

BATH fand bei den von ihm untersuchten Vögeln, daß in der Zunge niemals Geschmacksorgane vorkommen, auch nicht bei den scheinbar fleischigen Zungen der Papageien, die nur zum Tasten dienen; nach WIEDERSHEIM[3]) beruht diese fleischige Beschaffenheit nicht auf dem Vorhandensein von Muskeln, sondern von Fett, Gefäßen und Drüsen. Wie BATHS Forschungen zeigten, finden sich die sogenannten Geschmacksknospen nur „in der ungefaltenen und vollkommen unverhornten Schleimhaut", und zwar an solchen Stellen, die mit der Nahrung leicht in Berührung kommen können. Sämtliche Orte der Mundhöhle können solche Sinnesknospen besitzen, außer der Zunge, also besonders die Schleimhaut des Unterschnabels, des Oberschnabels und des Schlundes.

Bei der Taube beträgt die Zahl der Geschmacksknospen 50 bis 75, bei Star und Ente 200, bei den Papageien aber 3—400, während sie sich bei den Säugetieren, für die als Sitz des Geschmackes bekanntlich die Zunge wichtig ist, auf einige Tausend erhöht. Dabei ist aber zu beachten, daß auch noch die Zahl der Sinneszellen innerhalb einer Geschmacksknospe von Bedeutung ist;

---

1) BOTEZAT, Geschmacksorgane und andere nervöse Endapparate im Schnabel der Vögel. Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904.

2) BATH, Die Geschmacksorgane der Vögel. Diss. Berlin, 1906.

3) WIEDERSHEIM, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 6. Aufl. 1906, p. 412.

bei der Taube sind 25—40, bei Star, Amsel, Sperling usw. etwa 10 vorhanden, so daß sich die Unterschiede bei Taube und Star ungefähr wieder ausgleichen. Bei den Papageien liegen die Verhältnisse anders; sie haben in jeder Geschmacksknospe etwa 40 Sinneszellen, so daß sie der Zahl der gesamten Sinneszellen nach weit über den übrigen von Bath untersuchten Vögeln stehen.

Es kommt noch hinzu, daß der feinere anatomische Aufbau der Geschmacksknospen bei den meisten Vögeln ein anderer ist als bei den übrigen Vertebraten, speziell Säugetieren. Die Isolierung der einzelnen Sinneszellen innerhalb einer Geschmacksknospe durch die sogenannten „Stützzellen" steht nämlich noch im Stadium der Entwickelung, während sie bei den Säugetieren vollkommen durchgeführt ist; ferner sind ebenfalls im Gegensatze zu den Säugetieren die Geschmacksknospen noch von den sogenannten „Hüllzellen" umgeben, die nur bei Vögeln vorkommen. Die Ausbildung bei den Säugetieren ist die höhere, zeugt also von besser entwickeltem Geschmackssinn. Wie die Säugetiere verhalten sich von Vögeln nur die Papageien, die also keine „Hüllzellen", wohl aber eine vollkommene Isolation der Sinneszellen in der Geschmacksknospe voneinander durch die „Stützzellen" besitzen.

Sowohl in bezug auf die Anzahl als auch die Ausbildung der Geschmacksknospen und Sinneszellen stehen also nach Bath von den untersuchten Vögeln die Papageien weit obenan. In der Tat sollen sie nach demselben Autor von den Vögeln am besten schmecken können; sie sollen sogar einen ebenso hochentwickelten Geschmackssinn haben wie manche Säugetiere. Experimente darüber hat Bath nicht ausgeführt.

Diese anatomischen Befunde lehren also ebenfalls, daß der Geschmackssinn der meisten Vögel viel weniger ausgebildet ist als der der Säugetiere. Papageien standen mir bei den Versuchen nicht zur Verfügung; außerdem kommen sie als ausländische Vögel für unsere Zwecke weniger in Betracht.

Um über den Geschmackssinn der Vögel auch von einem Fachmanne Näheres zu erfahren, wandte ich mich an Herrn Dr. O. Heinroth, Berlin, der mir in liebenswürdigster Weise Auskunft gab; seiner Güte verdanke ich auch die Kenntnis obiger Arbeit von Bath. Er schrieb mir unter anderem wörtlich:

„Auch nach meinen Erfahrungen besitzen die von mir untersuchten Vögel wenig Geschmack. An Stelle des Geschmackes tritt bei der Nahrungsauswahl sehr häufig das Tastgefühl, das ja bekanntlich bei Spechten, Enten, Schnepfen usw. ganz enorm entwickelt ist. Ich habe es versucht, Brotstückchen, die mit Chinin bepudert waren, an die verschiedensten Vogelarten zu verfüttern, und zu meiner Ueberraschung wurden diese Bissen von Hühnern, Tauben, Kranichen, Papageien und anderen anstandslos verzehrt. Nun ist dies ja allerdings kein Beweis, daß die betreffenden Vögel das Chinin nicht geschmeckt haben, denn es wäre ja auch denkbar, daß ihnen der bittere Geschmack nicht so unangenehm ist, wie z. B. uns, und daß sie vielleicht solche bittere Stoffe geradezu lieben. Andererseits lassen gut eingewöhnte, gefangen gehaltene insektenfressende Singvögel ein Mischfutter, welches ihnen fremde Stoffe enthält, unberührt und gewöhnen sich erst allmählich an solche Zusätze. Wieweit hierbei aber Gesicht und Tastgefühl in Betracht kommen, vermag ich nicht anzugeben. Wäre der Geschmack für den Vogel wirklich sehr wichtig, so würden Beeren, Mehlwürmer, Eicheln und andere festschalige Futtermittel nicht unzerstückelt verschluckt werden, wie dies bekanntlich doch meist geschieht."

Also an die von mir verfütterten schlecht schmeckenden Substanzen würde noch das Chinin anzureihen sein, das ebenfalls von Vögeln ohne weiteres gefressen wird. Es sei mir erlaubt, noch einiges hinzuzufügen.

Gewiß wäre es denkbar, daß die Vögel einen ganz anderen Geschmack besäßen als wir, so daß ihnen die angewandten Stoffe, speziell das Chinin, im Gegensatze zu uns gut munden. Bei den von mir ausgeführten Versuchen möchte ich aber auf die bereits erwähnte Tatsache verweisen, daß die Tiere, wenn ihnen gewöhnliches Futter und solches mit chemischen Stoffen vermischt gleichzeitig geboten wird, oft das nicht behandelte zuerst verzehren, auch wenn es sich durch Farbe und Geruch nicht von jenem unterscheidet (man vgl. p. 494 f.). Auf keinen Fall also können die Vögel die beigemischte Substanz lieben, denn sonst müßten sie ja die Nahrung zuerst vertilgen, die diesen Stoff enthält.

Ferner möchte ich bemerken, daß das von Herrn Dr. HEINROTH betonte Herabschlucken der Futtermittel in unzerkleinertem Zustande nicht genug hervorgehoben werden kann. Diese Tatsache findet sich auch bei BREHM (l. c. p. 12) als Beweis für den schlechten Geschmackssinn der Vögel erwähnt. Bei den Körner-

fressern aber, die ihre Nahrung zerbeißen, ist ein Schmecken deshalb nicht möglich, weil nur nasse oder eingespeichelte[1]) Substanzen mittels des Geschmackssinnes wahrgenommen werden können; die fleischigen Früchte und Tierchen jedoch, die diese Bedingung erfüllen, werden von Körnerfressern verschmäht, von Weichfressern dagegen unzerkleinert verschluckt, wobei eine Einwirkung auf den Geschmack auch nicht stattfindet.

Endlich sei noch auf einige Betrachtungen eingegangen, die Schwartz[2]) über den Geschmackssinn der Vögel angestellt hat. Er geht aus von Beobachtungen am Menschen; sie führen zu der Erkenntnis, daß sich der „Geschmack“ eines Stoffes aus einer Summe von Mischempfindungen zusammensetzt. Mit den eigentlichen Geschmackspapillen sollen nur solche Empfindungen aufgenommen werden, die man als süß, sauer, bitter und salzig bezeichnet. Außer diesen „echten“ Geschmackswahrnehmungen gibt es aber noch „unechte“, d. h. solche, die durch Eindrücke auf andere Sinne entstehen, vom Menschen aber unbewußt zum eigentlichen Geschmackssinne gerechnet werden. Sie werden hervorgerufen 1) durch den Geruchssinn, der bekanntlich durch die Choanen mit der Mundhöhle verbunden ist, 2) durch den Tastsinn und 3) durch den Allgemeinsinn; zu 1) sollen z. B. die aromatischen, zu 2) die mechanisch reizenden und zu 3) die stechenden, zusammenziehenden, scharfen, kratzenden, beißenden und erwärmenden „Geschmacks“eindrücke gehören. Ich möchte hinzufügen, daß man den Tastsinn häufig mit zu dem Allgemeinsinn zählt; dieser „Allgemeinsinn“ ist bekannter unter dem Namen „Hautsinn“[3]) und stellt keinen einfachen Sinn dar, sondern dient gleichzeitig zur Vermittelung des Tast-, Druck- und Temperaturgefühls.

Diese Erfahrungen beim Menschen versucht Schwartz auf die Vögel zu übertragen. Selbst wenn ihnen die echten Geschmacksempfindungen abgehen sollten, so würde doch aus gewissen anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Erwägungen folgen, daß sie mindestens die unechten besitzen. Zum Beweise führt er

1) Ueber Einspeichelung siehe oben p. 448.

2) Schwartz, Beiträge zur Ernährungsbiologie unserer körnerfressenden Singvögel. Arb. a. d. Kais. Biol. Anstalt für Land- u. Forstwirtschaft, Bd. VI, 1908, p. 479—481.

3) Vgl. z. B. Wiedersheim l. c., p. 299.

zahlreiche Samen und Früchte an, die auf die geschilderten Sinne wirken und deshalb von den Vögeln nicht gefressen werden sollen; da sie sämtlich nicht fleischiger Natur sind, werden sie hier erst später im zweiten Teile genauer angeführt werden.

Obgleich ich die Möglichkeit der Mitwirkung des Geruchs- und Hautsinnes, speziell des Tastgefühls, beim Schmeckakte durchaus nicht in Abrede stellen will, möchte ich doch darauf hinweisen, daß die wiedergegebenen Ausführungen leicht irreführen können.

Es ist bekannt, daß der Geruchssinn der Vögel gegenüber anderen Tieren weit zurücktritt (vgl. oben p. 447). Ferner sei in bezug auf den Hautsinn erinnert an die Unempfindlichkeit der Vögel gegen gewisse mechanisch verletzende Einrichtungen, die auf p. 477—480 geschildert wurden (Borstenhaare bei Rosa-Arten und Rhaphiden); an derselben Stelle wurde auch auf das Verhalten der Vögel zu schleimigen Bildungen eingegangen, welche nach SCHWARTZ (l. c. p. 478—479) möglicherweise ebenfalls vom Genusse einiger Samen abhalten sollen.

Bei manchen Samen nimmt jedoch auch SCHWARTZ an, daß sie von den Vögeln wegen ihres Gehaltes an bitteren Stoffen verschont werden (l. c. p. 477—478 und 485). In diesen Fällen würde also auch nach diesem Forscher eine echte Geschmacksempfindung vorliegen.

4. Schutz der Fleischfrüchte vor und während der Reife.

Nach diesem Zwischenkapitel über den Geschmackssinn der Vögel soll mit der Behandlung der fleischigen Früchte fortgefahren werden, und zwar wollen wir jetzt ihre Schutzeinrichtungen vor und während der Reife ins Auge fassen.

Da es für die Erhaltung der Art von großem Nachteile wäre, wenn die fleischigen Früchte bereits in einem Zustande verzehrt würden, in dem die Samen noch nicht keimfähig oder ihre Schutzeinrichtungen noch nicht genügend ausgebildet sind, also mit anderen Worten vor völliger Reife, so müssen, wenn die Art nicht zugrunde gehen soll, Einrichtungen vorhanden sein, welche solchem unbefugten Vogelfraß entgegentreten.

Bereits auf p. 474 wurde hervorgehoben, daß solche Früchte, die dem Blicke der Vögel entgehen sollen, das Aussehen der

Blätter zeigen, also grün gefärbt sein müssen, solange sie auf der Pflanze sitzen. In der Tat sehen wir, daß sämtliche fleischigen Früchte vor und während der Reife diese Farbe haben; erst später treten die bunten Anlockungsfarben auf. Diese Verhältnisse hat bereits HILDEBRAND (l. c. p. 112) und nach ihm besonders KERNER (l. c. p. 800) behandelt. Entsprechend der hohen Ausbildung des Vogelauges dürfte in dieser Einrichtung der wirksamste Schutz vor und während der Reife zu suchen sein.

Aber auch wenn es den Vögeln möglich wäre, die reifenden Fleischfrüchte leicht aufzufinden, so würden sie doch von einem Versuche, sie zu verzehren, bald wieder abstehen, denn sie sind während dieser Zeit durchaus noch nicht einladend. FOCKE[1]) erwähnt gelegentlich, daß einzelne Beerenfrüchte, z. B. niedrige Rubus-Arten, vor der Reife durch stachlige Hüllen bedeckt sind, und KERNER (l. c. p. 438) führt Mucuna prurita an, deren Früchte während der Entwickelung dicht mit braunen, spindelförmigen Borsten besetzt sind, welche bei einer Berührung sehr unangenehme Wirkungen verursachen. Nach der Reife fallen die Hindernisse ab, so daß die Tiere zu der willkommenen Nahrung gelangen und für die Verbreitung sorgen können. Die erwähnten Stacheln und Borsten dürften jedoch bei der Unempfindlichkeit des Vogelschnabels weit mehr auf die Säugetiere als auf die Vögel von Einfluß sein; für letztere ist das Wesentliche, daß die Früchte durch die Hüllen dem Auge verborgen bleiben.

Auch einige andere fleischigen Früchte sind während der Reife von einer Schale umgeben, die jedoch meist nicht stachlig ist und später aufspringt. So ist es z. B. bei Myristica fragrans[2]); die Oeffnung erfolgt hier durch Turgorspannungen, so daß der lebhaft gefärbte Arillus zum Vorschein kommt. Dieser Fall ist aber verhältnismäßig selten; meist färben sich dieselben Gewebe, die vor der Reife grün sind, nach derselben bunt.

Ein anderer Umstand, auf den großer Wert gelegt werden muß, ist der, daß fast alle fleischigen Früchte vor und während der Reife eine harte Beschaffenheit zeigen und erst nach derselben weich werden, während es bei nicht fleischigen Samen und Früchten, die ja stets durch besondere

1) FOCKE, Die Verbreitung der Pflanzen durch Tiere. Kosmos, 1881, p. 103.

2) Vgl. JANSE, De la déhiscence du fruit du muscadier. Leide 1899.

Hüllen geschützt sind, gerade umgekehrt zu sein pflegt[1]). Wenn sich also wirklich irgendein Weichfresser dazu verleiten ließe, eine solche unreife Fleischfrucht zu verschlucken, so müßte sie wieder ausgespieen werden, da sie die nötige Größe überschreitet und die erforderliche Härte besitzt (vgl. p. 464). Experimente mit einer Amsel bestätigten diese Vermutung. So wurden ausgespuckt die unreifen Früchte von Rosa-Arten, Prunus spinosa, Crataegus, Sorbus aucuparia, Sorbus torminalis, Evonymus und Viburnum lantana; sie mußten sämtlich dem Tiere eingefüllt werden, da es sich freiwillig nicht dazu herbeiließ, sie zu sich zu nehmen, und wurden meist der beträchtlichen Größe halber sehr schnell wieder abgegeben.

Einige andere Fleischfrüchte zeigten aber, daß das Fleisch auch in unreifem Zustande den Körper passieren kann, die Kerne aber durch Ausspucken oder mit den Exkrementen entleert werden, nämlich Juniperus, Ligustrum und Cornus. Diese Früchte sind zum Teil nicht weniger hart wie jene; bei näherem Zuschauen aber ergibt sich, daß meist über einem verhältnismäßig großen Kernkomplex eine verhältnismäßig dünne, noch harte Fleischschicht sitzt. Infolge dieser eigentümlichen Verteilung des Fleisches ist es möglich, durch Reiben der Früchte zwischen den Fingern das Fleisch von den Kernen zu entfernen, während es durch bloßes Drücken mit den Fingern nicht gelingt. Eine solche hin- und herschiebende Bewegung dürfte wohl auch im Kropfe der Vögel stattfinden; demnach scheint der Grund für das abweichende Verhalten obiger Früchte gefunden zu sein. Es sei jedoch bemerkt, daß auch bei diesen Früchten einige unverletzt, andere nur teilweise beschädigt nach außen gelangten, und ferner, daß Ligustrum häufig eine etwas weichere Konsistenz hat als die anderen Fleischfrüchte.

Als weitere Ursache für das Verschonen der fleischigen Früchte seitens der Vögel wird von verschiedenen Forschern der Umstand angeführt, daß der (angeblich) gute Geschmack und Geruch der reifen Früchte noch nicht vorhanden, sondern im Gegenteil durch unangenehme Stoffe ersetzt sei. So schreibt Hildebrand[2]): „Daß für jede fleischige Frucht ein gewisser Geschmack und Geruch

---

1) Vgl. später Teil 2 (Versuche mit nicht fleischigen Samen und Früchten).

2) Hildebrand, l. c. p. 31. Man vergleiche auch p. 112.

nötig ist, um dieselbe den Tieren angenehm zu machen und sie zum Genusse anzulocken, können wir daraus abnehmen, daß zu der Zeit, wo dieser Geschmack und Geruch noch nicht sich ausgebildet hat (also vor der Reife!), in den meisten Fällen — auch wenn die Früchte durch Farbe schon hervortretend sind — die Tiere nicht zum Genusse herbeikommen, oder doch wenigstens nach kurzem Versuche von demselben abstehen.“ In ähnlicher Weise urteilt Kerner[1]): „. . . . daß die fleischigen Teile der Frucht infolge des Gehaltes an bitteren oder giftigen Glykosiden so lange herb und ungenießbar sind, als die in denselben geborgenen Samen ihre Entwickelung noch nicht abgeschlossen haben. Später werden diese Glykoside umgesetzt, sie spalten sich durch die in den unreifen Früchten reichlich vorhandenen Säuren in Zucker und verschiedene andere unschädliche Stoffe, und so kommt es, daß dasselbe Gewebe, welches bisher herb, sauer, ungenießbar und abschreckend war, jetzt süß und schmackhaft ist . . .“ Nach Czapek[2]) ist vor und während der Reife der Säuregehalt, nach der Reife der Zuckergehalt der Früchte größer; das Verschwinden der Säure und das Hervortreten des Zuckers sind aber zwei Prozesse, die unabhängig voneinander nebenher laufen.

Der Ansicht von Hildebrand und Kerner kann ich mich nur teilweise anschließen. Unbedingt richtig dürfte sie sein für Säugetiere, die beim Fehlen des schlechten Geschmackes den unreifen Fleischfrüchten mit ihren guten Kauwerkzeugen wahrscheinlich manchen Schaden zufügen würden. Was aber die Vögel anbetrifft, so kann ich nur in sehr beschränktem Maße zustimmen.

Bei den von Hildebrand erwähnten fleischigen Früchten, die trotz bereits vorhandener Lockfarben von Vögeln nicht verzehrt werden, kann ich auf p. 463—464 verweisen. Dort wurde ausgeführt, daß der Grund dieser auffälligen Erscheinung wahrscheinlich in der noch vorhandenen Härte zu suchen ist, die erst durch den ersten Frost zerstört wird.

Es wurde bereits oft genug betont, daß bei reifen Fleischfrüchten der Geschmack (und Geruch) für die Vögel nur von geringer Bedeutung ist. Die Wahrscheinlichkeit ist also von vornherein groß, daß bei der geringen Ausbildung der entsprechenden Organe

1) Kerners Pflanzenleben II, p. 440; zu vgl. auch Bd. I, 1887, p. 431.

2) Czapek, Biochemie der Pflanzen. Bd. II, 1905, p. 448—451.

auch vor und während der Reife, solange die Früchte noch grün gefärbt sind, die chemischen Eigenschaften ohne Belang sind. Auf p. 501 wurde geschildert, daß das Fleisch von unreifen Juniperus, Ligustrum und Cornus-Früchten ohne Schaden für die Vögel verzehrt und verdaut werden kann. Außerdem sind noch Versuche zu erwähnen, die mit denjenigen unreifen Fleischfrüchten ausgeführt wurden, welche, einem Vogel aufgezwungen, in ihrer Gesamtheit wieder ausgespuckt wurden (vgl. p. 501). Unreife Früchte von Rosa-Arten, Prunus spinosa, Crataegus, Sorbus aucuparia und Sorbus torminalis wurden nämlich mit einer Reibmaschine zerrieben und jede für sich einer Amsel teils rein eingegeben, teils unters Futter gemischt; im letzteren Falle nahm das Tier die Substanz freiwillig auf. Jetzt wurde alles verdaut und nichts mehr ausgespieen; ein Beweis dafür, daß das unreife Fleisch allein samt seinen in ihm enthaltenen chemischen Stoffen nicht imstande ist, das Ausspucken herbeizuführen. — Endlich sind für diese Frage von besonderer Wichtigkeit einige Experimente mit einem Dompfaff und einem Stieglitz, also zwei Körnerfressern; diese Versuche werden weiter unten (p. 506 f.) beschrieben werden; der Dompfaff fraß von unreifen Fleischfrüchten freiwillig kleine Stückchen ab, meist erst, wenn sie halbiert waren, und zwar von innen heraus, weil der innere Teil weicher ist als der äußere; beim Stieglitz war erst noch eine weitergehende Zerlegung in mundgerechte Stückchen nötig. Die angeführten Versuche sind nicht zu erklären, wenn man annimmt, daß der Geschmack es ist, der die Vögel von unreifen Fleischfrüchten abhält.

Die Schutzeinrichtungen der reifenden fleischigen Früchte gegen die Vögel bestehen also hauptsächlich in ihrer grünen Farbe und in ihrer Härte; dagegen scheinen Geschmack und Geruch kaum wesentlich zu sein, wenn auch nicht bestritten werden soll, daß sie eine untergeordnete Wirkung haben könnten.

Schließlich sei noch auf einen Umstand aufmerksam gemacht, der auch mit ins Gewicht fällt. Zur Zeit der Fruchtreife, also hauptsächlich im Laufe des Sommers, ist für alle Vögel Nahrung in Hülle und Fülle vorhanden, so daß sie nicht erst lange suchen müssen; daher brauchen die Schutzeinrichtungen nicht besonders stark ausgeprägt zu sein. Würde dagegen plötzlich einmal Futtermangel eintreten, so ist es wahrscheinlich, daß nunmehr auch die noch unreifen oder halbreifen Fleischfrüchte trotz ihrer Schutzeinrichtungen heimgesucht würden.

5. Verhalten der Körnerfresser zu den fleischigen Früchten.

Wie schon in der Einleitung auseinandergesetzt wurde, zerbeißen viele Körnerfresser ihre Nahrung in kleine Stückchen, die sie dann verschlucken, ohne daß durch Kauen eine vollständige Zermahlung erfolgt. Was bei dieser Operation verschont oder bei einigen anderen Körnerfressern durch den Schnabel überhaupt nicht zerkleinert wurde, fällt dann sehr häufig einer totalen Vernichtung durch Zerreibung im wohlentwickelten Muskelmagen anheim, so daß nur ausnahmsweise einmal ein Korn am Leben bleibt. Die Vernichtung der Keimfähigkeit wird unter anderem auch durch die Kernerschen Versuche mit den Vögeln der ersten Gruppe (l. c. p. 799—800) bewiesen. Zweifellos ist also dieser Tierfraß durch Körnerfresser, ganz gleich ob es sich um fleischige oder nicht fleischige Samen und Früchte handelt, ein unbefugter, gegen den sich die Pflanze wehren muß, wenn ihre Nachkommenschaft nicht verloren gehen soll.

Was die in unserem ersten Teile zu behandelnden fleischigen Früchte angeht, so sehen wir in der Tat, daß die meisten Körnerfresser dieses Futter trotz der entwickelten Lockfarben verschmähen, ebenso wie sie zu normalen Zeiten auch andere Arten weichen Futters ablehnen. Es ist jedoch hinzuzufügen, daß bisweilen auch weiche Nahrung aufgenommen wird, z. B. bei der Aufzucht der Jungen, die aber für fleischige Früchte unwichtig ist, weil es zu dieser Jahreszeit noch keine gibt, und ferner in der Not, also besonders im Winter.

Welche Gründe mögen nun die Körnerfresser von dem Genusse der Fleischfrüchte abhalten, wo doch für Weichfresser Anlockungsmittel vorhanden sind? Häufig mögen sie für den meist kleinen Schnabel der Körnerfresser zu groß sein, der auch noch für das Spiel der Zunge Platz bieten muß, um das Futter in die zum Zerbeißen geeignete Lage zu bringen.

Die Hauptursache dürfte aber die sein, daß die Körnerfresser gewohnt sind, harte Nahrung zu sich zu nehmen, so daß ihnen die weiche gar nicht zusagt. Den meisten Körnerfressern ist es bei Fütterung mit Haselnüssen viel lieber, wenn sie mundgerechte kleine Stückchen oder gar ganze Nüsse erhalten, die sie zerkleinern können, als wenn sie ganz fein zerrieben sind, so daß Schnabel und Muskelmagen nichts mehr zu tun haben; legt man beide Sorten Futter gleichzeitig vor, so werden die Stückchen zuerst und dann erst die zerriebenen Nüsse gefressen. Ein weiterer Beweis für diese Auffassung ist die Tat-

sache, daß zu der Zeit, wo Schnabel und Muskelmagen noch nicht vollständig ausgebildet sind, also in der ersten Lebenszeit des Vogels, die Ernährung ausschließlich durch weiche Stoffe erfolgt. In ähnlicher Weise werden auch die Säugetiere, z. B. Hunde, während ihrer frühesten Jugend mit Milch aufgezogen und gehen dann erst zu härterer Nahrung über; erwachsene Hunde aber würden sich nicht wohl fühlen, wenn sie nur immer suppenartige Breie und nicht auch Knochen usw. erhielten.

Jede Fleischfrucht besteht aber aus zwei Teilen, einem weichen, dem Fleische, und einem harten, den Kernen; diese letzteren scheinen also für Körnerfresser geeignet zu sein. Der größte Teil der Vögel dieser Gruppe ahnt jedoch wahrscheinlich nicht, welche Schätze sich unter dem Fleische verbergen, denn er kann sie ja mit dem für ihn so wichtigen Gesichtssinne nicht wahrnehmen.

Andererseits gibt es aber einige Vögel, die von diesem allgemeinen Typus abweichen, indem sie von der Existenz der Kerne Kenntnis haben und sie auch ausnutzen. Ein echter Körnerfresser dürfte dann nur die Kerne verzehren und müßte das Fleisch zurücklassen. Als Beispiel dieser Art kann man den Kernbeißer (Coccothraustes vulgaris) anführen, der nach Brehm (l. c. p. 277) mit besonderer Vorliebe die harten Kerne von Fleischfrüchten, vor allem Kirschkerne vertilgt; außerdem verzehrt er auch nicht fleischige hartschalige Samen und Früchte. Seines besonders stark entwickelten Schnabels halber ist es ihm eine Kleinigkeit, die harten Schalen aufzuknacken und den Inhalt hinunterzuschlucken.

Aehnlich ist es beim Dompfaff (Pyrrhula europaea). Nach Brehm (l. c. p. 319) soll dieser Vogel ebenfalls den Kernen gewisser Fleischfrüchte nachstellen, und zwar nur im Notfalle, das Fleisch aber als unbrauchbar wegwerfen. Bei Versuchen, die von mir angestellt wurden, und die durch Beobachtungen im Freien leicht bestätigt werden können, gingen mehrere Individuen dieser Art aber sehr gern an solches Futter und fraßen sehr häufig auch das Fleisch mit, wie überhaupt der Dompfaff kein ganz reiner Körnerfresser ist und ab und zu auch andere weiche Nahrung annimmt. Seine Zugehörigkeit zu den Körnerfressern war jedoch daran zu erkennen, daß er die Früchte nicht ganz hinunterschluckte, sondern sie mit dem Schnabel zerstückelte; daher kann man im Freien oft Fleischfrüchte finden, die er nur teilweise verspeist hat,

z. B. auf Rosa- und Lonicera-Sträuchern. So verzehrte er Kerne und Fleisch von Ligustrum, Sorbus aucuparia, Berberis, Celastrus, Lonicera nigra und Viburnum opulus. Allerdings ist zu bemerken, daß die Tiere oft die Kerne lieber fraßen als das Fleisch, also erst die Kerne und dann das Fleisch; die Kern- und Fruchtschalen ließen sie in allen Fällen liegen.

Der Schnabel ist beim Dompfaff weniger kräftig ausgebildet als beim Kernbeißer. Daher reichte bei Kernen mit besonders harten Schalen seine Kraft nicht aus, um sie zu öffnen. In diesem Falle versuchte er, sie zu zerbeißen, falls sie nicht zu groß waren (Crataegus), aber ohne Erfolg; deshalb beschränkte er sich darauf, das Fleisch von den Kernen reinlich abzuknabbern. So bei Rosa-Arten, Cornus sanguinea, Crataegus und Cotoneaster integerrima; Cornus wurde nur ungern vertilgt (vielleicht des Geschmackes halber?) und Rosa sowie Crataegus erst nach dem ersten Froste, weil sie vorher zu hart waren (vgl. p. 463 f.).

Selbst wenn die Kerne der Fleischfrüchte sämtlichen Körnerfressern leicht zugänglich wären, würden doch nur wenige Arten einen so leistungsfähigen Schnabel besitzen, daß sie, wie der Kernbeißer, alle Kerne aufknacken könnten; die meisten würden wahrscheinlich, wie der Dompfaff, viele Kerne wegen zu großer Härte zurücklassen müssen. Die Festigkeit der Kernschale reicht also oft nicht nur für Weichfresser, sondern auch für die meisten Körnerfresser aus.

Da beim Kernbeißer, Dompfaff und ähnlichen Vögeln ein unbefugter Fraß vorliegt, der nur durch Gegenanpassungen an bestehende Schutzeinrichtungen (harte Kernschale und Verborgensein durch das Fleisch) ermöglicht wird, so müssen wir diese Tiere als Spezialisten bezeichnen.

Aehnlich fielen die Versuche mit unreifen oder halbreifen fleischigen Früchten aus. Für diejenigen, die weder zu groß noch zu hart waren, reichten die Kräfte des Schnabels beim Dompfaff im Gegensatze zu den Weichfressern vollkommen aus, so daß er das Fleisch und die Kerne verzehrte, z. B. bei Ligustrum vulgare, Cotoneaster integerrima und Viburnum lantana, alle noch grün oder weißlich gefärbt. Bei anderen unreifen Fleischfrüchten versagte aber der Schnabel; sie waren entweder zu hart oder zu groß. Hierher gehören Sorbus aucuparia, Rosa-Arten, Prunus spinosa, Ribes rubrum, Ribes grossularia, Celastrus orbiculata und Poly-

gonatum multiflorum; der Dompfaff vermochte ihnen trotz vergeblicher Anstrengungen nicht beizukommen, wenn sie ihm ganz vorgelegt waren. Halbierte man aber diese noch grün gefärbten Früchte der Länge nach, so fraß sie das Tier sämtlich von innen heraus aus, wobei es mehr oder weniger Mühe aufwenden mußte. Die inneren Teile der Frucht sind nämlich weniger hart als die äußeren, weshalb der Vogel, von der Mitte ausgehend, das Fleisch stückchenweise abbeißen konnte; zurück blieben nur die peripherischen härtesten Schichten, so daß jede einzelne Frucht gewissermaßen ausgehöhlt war. Auch die Kerne wurden, außer bei Rosa, Prunus und Polygonatum, mit verzehrt; sie sind in jugendlichen Stadien noch etwas nachgiebiger als nach der Reife. Hervorgehoben sei, daß dem Dompfaff noch sein gewöhnliches Futter zur Verfügung stand, daß er also keineswegs Hunger litt.

Sämtliche dem Dompfaff vorgelegten unreifen Fleischfrüchte bekam unter denselben Bedingungen ein Stieglitz (Carduelis elegans) zu fressen. Er ließ trotz seines gut entwickelten Schnabels alles unberührt; als aber einige Früchte in mundgerechte Stückchen zerschnitten worden waren, verzehrte er sie nach einigem Zögern, so bei Rosa und Sorbus aucuparia. Daher scheint es, als ob sich seine Schnabelgröße und -form für die ganzen oder halbierten Früchte nicht eignen; wahrscheinlich spielen jedoch auch noch seine sonstigen Gewohnheiten mit.

Wie schon oben erwänt (p. 503), ist mit diesen Versuchen der Nachweis erbracht, daß die in den untersuchten unreifen Fleischfrüchten vorkommenden chemischen Substanzen, welche ihren Geschmack und Geruch bedingen, als Schutzeinrichtungen während der Reife, wenigstens gegen manche Vögel, nicht angesprochen werden können.

Im Freien dürfte selbst der Dompfaff die unreifen Fleischfrüchte nicht aufsuchen, zunächst, weil sie nicht leicht zu finden sind, dann aber, weil ihm genug anderes zusagendes Futter bequem zugänglich ist.

6. Zusammenfassung des ersten Teiles.

Ueberblicken wir die durch die Untersuchungen über fleischige Früchte aufgefundenen wichtigsten Ergebnisse, so ist als Hauptresultat hervorzuheben, daß infolge der eigenartigen Organisation der Vögel einerseits und der Fleischfrüchte andererseits eine Verbreitung der betreffenden Pflanzen gesichert ist, ohne daß der Keim Gefahr läuft, irgendwelchen Schaden zu erleiden.

Die Anlockung der Vögel geschieht durch das Fruchtfleisch mit seinen verschiedenen Eigenschaften; für die Vögel am wichtigsten sind die grellen Farben, die sich von der Umgebung abheben, dagegen kommen guter Geschmack und Geruch fast gar nicht in Betracht, welche mehr für Säugetiere von Bedeutung sind.

Als Gegenleistung für die Ernährung durch das Fleisch besorgen die Vögel die Ausbreitung der Keime; die Kerne werden teils durch den Schnabel, teils durch den After abgegeben, eine Trennung, die durch äußere Ursachen bedingt und für den Schutz des Keimlings unwesentlich ist.

Die Erhaltung der Keimfähigkeit der Kerne hat ihren Grund teils in der überraschenden Kürze des Aufenthaltes im Vogelkörper, teils in der meist außerordentlichen Härte der Kernschale, und endlich in dem Umstande, daß die fleischigen Früchte nur durch Weichfresser verzehrt werden, denn diese sind durch die anatomische Beschaffenheit des Schnabels und Muskelmagens zur Zerkleinerung der Kerne nicht imstande. Zwar stellen auch einige Körnerfresser unbefugterweise den Fleischfrüchten und ihren Kernen nach, doch haben wir in diesen Tieren Spezialisten zu erblicken, die Gegenanpassungen an gewisse Schutzeinrichtungen der Kerne besitzen.

Vor und während der Reife sind die Fleischfrüchte durch unscheinbare Farbe und harte Beschaffenheit geschützt, nicht aber durch chemische Einrichtungen. Ueberhaupt hat sich im Laufe der Untersuchungen herausgestellt, daß chemische Substanzen nur in seltenen Fällen auf Vögel Einfluß haben können, da ihre chemischen Sinne (Geschmack und Geruch) nur wenig entwickelt sind; speziell für den Geschmackssinn wurde diese Tatsache auf verschiedene Weise festgestellt, besonders durch Experimente mit schlecht schmeckenden Stoffen. Daher sind die Vögel auch gegenüber solchen chemischen Substanzen, die bei anderen Tieren als Schutzeinrichtungen wirken, häufig fast unempfindlich; ja, selbst manche Gifte können sie ohne Schaden vertragen. Ebenso vermögen auch einige mechanisch verletzende Gebilde den Vögeln kein Unheil zuzufügen, weil sie einen besonders ausgerüsteten Verdauungskanal besitzen.

Vorliegende Arbeit entstand im Botanischen Institut der Universität Jena auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. Dr. E. Stahl. Ich möchte nicht verfehlen, ihm auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für die freundliche Unterstützung, die er mir jederzeit durch Rat und Tat zuteil werden ließ.

Ferner möchte ich auch Herrn Dr. O. Heinroth, Berlin, nochmals bestens danken; er hat mir über seine Erfahrungen bezüglich des Geschmackssinnes der Vögel bereitwilligst Auskunft erteilt.

Auch Herrn E. Rettig, Inspektor am Botanischen Garten zu Jena, bin ich sehr verpflichtet.

Der zweite Teil der Arbeit, sowie ein Anhang und das Literaturverzeichnis werden später in der „Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft" erscheinen.

Inhalt.

(Der zweite Teil nebst einem Anhang wird später in der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft erscheinen.)

Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns.

Von

Hans v. Alten.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Freiburg i/Br.)

Hierzu Tafel 18—21 und 28 Figuren im Text.

Einleitung.

Bei einigen Arten sozial lebender Hymenopteren hat sich die biologisch außerordentlich interessante Tatsache herausgestellt, daß ein sexueller Dimorphismus in bezug auf die Beschaffenheit des Zentralnervensystems besteht, offenbar in ursächlichem Zusammenhang mit der verschiedenen Ausbildung der Instinkte.

Nachdem zuerst Dujardin (1850) eine auffällige Reduktion der „substance corticale“ bei der Ameisenarbeiterin bemerkt und auf die Notwendigkeit hingewiesen hatte, die Gehirne der verschiedenen Geschlechter vergleichend-anatomisch zu untersuchen, gab Brandt (1876) zuerst Uebersichtszeichnungen von Gehirnen einer Arbeiterin und Drohne von Apis mellifica und machte auf die bestehenden Unterschiede aufmerksam, während Forel (Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen) dasselbe für die Formicarien konstatierte und an der Hand schematischer Zeichnungen erläuterte.

In neuester Zeit schließlich, nach Beginn meiner eigenen Untersuchungen, ist eine Arbeit von Jonescu (38) erschienen, in der der Verfasser die vergleichende Betrachtung der drei Formen der Bienengehirne auf das genaueste durchführt und die zwischen ihnen bestehenden Unterschiede festlegt.

Es schien mir nun von Interesse zu sein, einmal auf die phylogenetische Entwickelung des Hymenopterengehirns durch Untersuchung der bisher noch gar nicht oder doch nur sehr ungenügend beschriebenen niederen Formen näher einzugehen und dabei festzustellen, ob und in welchem Maße Unterschiede zwischen dem

Zentralnervensystem der solitären und dem der sozialen Hymenopteren bestehen.

Sodann: Ob, wie bei den sozialen Apiden, ein sexueller Dimorphismus auch bereits bei den solitären Arten vorhanden ist, oder ob sich diese Unterschiede im Laufe der Phylogenese erst beim Uebergang von der solitären zur sozialen Lebensweise herausdifferenziert haben.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Weismann, möchte ich an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aussprechen für die Anregung zu diesen Untersuchungen und für das stets rege gütige Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte. Auch Herrn Privatdozent Dr. W. Schleip bin ich für manchen wertvollen Rat und Ueberlassung von Material zu lebhaftem Dank verpflichtet.

Historische Uebersicht.

Nach den Arbeiten der älteren Autoren Swammerdam (1737), Cuvier (1809) und Treviranus (1818) nahm Dujardin (1850) die Arbeiten über das Gehirn von Apis mellifica wieder auf und machte die ersten genaueren Angaben darüber. 14 Jahre später erweiterte Leydig die Untersuchungen seiner Vorgänger und dehnte sie vergleichend auch auf andere Hymenopteren (Ameise, Wespe) aus. Seinen genauen Abbildungen und Beschreibungen ist in bezug auf die äußere Gestalt nur wenig hinzuzufügen gewesen, dagegen bezeichnete er selbst die Kenntnis vom inneren Bau und der Struktur des Arthropodengehirns noch als „ein weites, unbebautes Feld". Seitdem haben jedoch viele Autoren in dieser Richtung gearbeitet, so Rabl-Rückhard (1875), Dietl (1876), Berger, Flögel (1878), dann von neueren Verfassern Viallanes (1886), Cuccati (1888), ferner Kenyon (1896) mit seiner klassischen Arbeit „The brain of the bee", in letzter Zeit endlich Haller (1904), Janet (1905) und Jonescu (1909) und haben uns mit Hilfe der verbesserten neuen Schnitt- und Färbemethoden eine genaue Kenntnis von der Anatomie des Arthropodengehirns, speziell des Gehirns der sozialen Hymenopteren vermittelt.

Haller und Jonescu haben im Beginn ihrer Arbeiten eine so eingehende Zusammenstellung und Vergleichung der bis jetzt bekannten Tatsachen gegeben, daß ich wohl darauf verweisen kann. Ich möchte an dieser Stelle nur eine Tabelle der einzelnen Teile des Gehirns von Apis mellifica (nach Jonescu) mit ihren Namen

und Synonymen wiedergeben und behalte mir eine ausführliche Besprechung einzelner für diese Arbeit besonders wichtiger Teile für spätere Kapitel vor.

Wir unterscheiden:

I. Das Oberschlundganglion. (Le cerveau, VIALLANES; Dorsocerebrum, KENYON.)

A. Protocerebrum.

a) Die Protocerebralloben. (Les lobes protocérébraux, VIALLANES; Fig. 4, 16 *L.pr.*)

b) Die pilzhutförmigen Körper. (Les corps pédonculés, DUJARDIN; Mushroom bodies, KENYON; Fig. 5 *PK.*)

c) Der Zentralkörper. (Fächerförmiges Gebilde, DIETL; Fig. 19 ff., *CK.*)

d) Die Kerne des Zentralkörpers. (Les tubercules du corps central, VIALLANES; Ocellarglomerulen, KENYON; Fig. 17 *Gl.oc.*)

e) Die Intercerebralbrücke. (Ocellarnervenbrücke, JONESCU; le pont des lobes protocérébraux, VIALLANES; the fibrillar arch, KENYON; Fig. 14, Textfig. 4, *Po.int.*)

f) Die Ocellarnerven (Fig. 20 *N.oc*).

g) Lobus opticus. (Sehlappen, LEYDIG; Fig. 1—6, *L.opt.*)

1. Die subretinale Nervenbündelschicht. (La couche des fibres post-rétiniennes, VIALLANES; Fig. 7 *SNbs.*)
2. Die äußere Fibrillärmasse. (Fig. 7 *M.m.e.*)
3. Die äußere Kreuzung. (Fig. 11 *Ch.e*).
4. Die mittlere Fibrillärmasse. (Fig. 7 *M.m.m.*)
5. Die mittlere Kreuzung. (Fig. 11 *Ch.m*).
6. Die innere Fibrillärmasse. (Fig. 7 *M.m.i*).
7. Die innere Kreuzung. (Fig. 7 *Ch.i.*)

B. Deutocerebrum.

a) Die Lobi olfactorii. (Riechlappen, LEYDIG; lobe olfactive, VIALLANES; Fig. 1—6, 16, *L.olf.*)

b) Die sensiblen Antennalnerven I u. II.

c) Die motorischen Nerven der Antenne.

C. Tritocerebrum.

Nach VIALLANES: Der Labrofrontalnerv.

Nach HALLER: Der innere motorische Nerv der Antenne.

Nach JANET: Le nerf du muscle dilatateur inférieur du pharynx.

II. Das Unterschlundganglion. (Ventrocerebrum, KENYON.)

a) Konnektive des Oberschlundganglions mit dem Unterschlundganglion (Textfig. 8 b, *C.oe*).

b) Mandibularganglion.

c) Maxillarganglion.

d) Labialganglion.

Material und Methoden.

Einen Teil der verarbeiteten solitären Apiden, dem hiesigen Zoologischen Institut von Dr. FRIESE-Schwerin geliefert, stellte mir Herr Geheimrat Prof. WEISMANN in liebenswürdigster Weise zur Verfügung. Einen anderen Teil sowie viele Vespiden und Bombus-Arten fing ich selbst im Laufe des Sommers 1909 im Schwarzwald und an den sonnigen Lößwänden des Kaiserstuhles, während mir die Tenthrediniden in gut konserviertem Zustande Herr Lehrer P. EIGEN-Solingen besorgte.

Ein Teil des Materials war nur in Alkohol konserviert, wobei zwar die allgemeinen Größe- und Lageverhältnisse der Teile des Cerebrums noch gut erkennbar waren, feinere Strukturverhältnisse jedoch nicht immer mehr ausreichend studiert werden konnten.

Auf frisch gefangene Tiere wurde in einigen Fällen die HENNINGsche Mischung angewandt (Zeitschr. f. wiss. Mikr., Bd. VII, 1900. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXXVI, 1904). Weit bessere Resultate ergab aber das heiß angewandte GILSONsche Sublimatgemisch in der von PETRUNKEWITSCH angegebenen Modifikation (vergl. A. PETRUNKEWITSCH, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei, in Zool. Jahrb., Bd. XIV, Anat., 1901, p. 4).

Am geeignetsten erwies sich eine ca. 9-proz. Formollösung, in welche die frisch exzidierten Gehirne oder die Tiere in toto gebracht wurden, nachdem ihnen zum besseren Eindringen der Fixierungsflüssigkeit mit der Schere die Mundteile an der Basis abgeschnitten oder die Kopfhöhle durch Abtrennen der vorderen Chitindecke eröffnet war.

Die Gehirne wurden in den meisten Fällen vor oder nach der Fixation herauspräpariert und in Serienschnitte zerlegt, und zwar in Frontalschnitte (parallel der Vorderfläche des Kopfes), Sagittalschnitte (in der Richtung der Sagittalebene) und Hori-

zontalschnitte (senkrecht zur Frontal- und Medianebene). Zum Färben der Präparate benutzte ich im allgemeinen Hämatoxylin (DELAFIELD) mit Gegenfärbung durch salzsaures Eosin oder Pikrokarmin. Zum speziellen Studium des Faserverlaufes wurde nach Sublimatfixierung Pikronigrosin angewandt, nach Formolfixierung eine Imprägnation mit Kupfersulfat und darauffolgende Färbung mit Hämatoxylin-WEIGERT oder Hämatoxylin-KENYON (vgl. KENYON, The brain of the bee. Die Lösung setzt sich zusammen aus 1 ccm Phosphormolybdänsäure 10-proz., 1 g Hämatoxylinkristallen, 6 bis 10 g Chloralhydrat, 100 ccm Aqua destillata). Diese Methode ergibt ausgezeichnete Resultate, wenngleich durch die Homogenität der Färbung die Uebersicht etwas erschwert wird. Totalpräparate wurden mit Boraxkarmin behandelt.

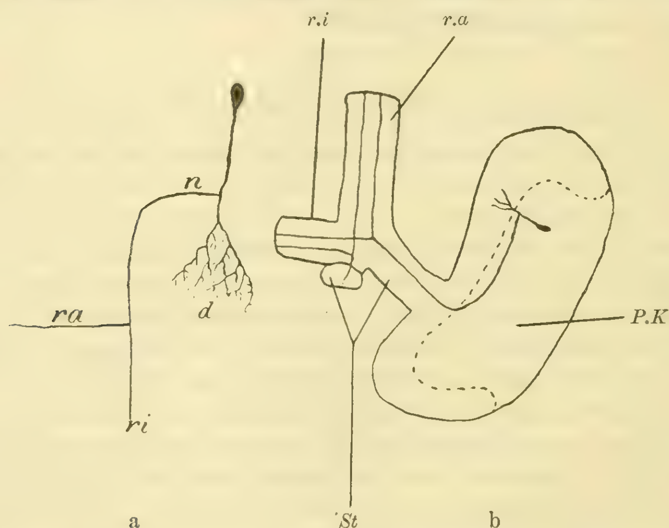
Die Physiologie der pilzhutförmigen Körper.

Da uns im weiteren Verlaufe die pilzhutförmigen Körper in erster Linie interessieren werden, möchte ich zunächst kurz auf ihre Bedeutung eingehen.

DUJARDIN (20), der sie zuerst entdeckte und sie nach ihrem Aussehen an transparenten Totalpräparaten „lobes à convolutions“ nannte, verglich sie mit den Windungen des menschlichen Großhirns und bezeichnete sie als „Organe der Intelligenz“. Diese Ansicht blieb jedoch nicht unwidersprochen. LEYDIG (45), der die pilzhutförmigen Körper als „gestielte Körper“ beschrieb, hielt es für nicht unwahrscheinlich, daß ihre Entwickelung mit der zunehmenden Ausbildung und Steigerung des Sehvermögens Hand in Hand ginge, wogegen RABL-RÜCKHARD (54) den Einwand erhob, daß sie auch bei einer blinden afrikanischen Ameise, Typhlopone, sehr gut ausgebildet seien, also mit dem Sehvermögen direkt nicht in Verbindung gebracht werden können. (Nach HALLER steht sogar die Entwickelung der pilzhutförmigen Körper im umgekehrten Verhältnis zu der Ausbildung des Lobus opticus.) DIETL (19) neigt nicht der Ansicht einer intellektuellen Funktion zu, obgleich er diese Organe höher entwickelt fand bei Hymenopteren als bei Orthopteren; FOREL (28) dagegen, dem sich BRANDT anschließt, teilt die Auffassung DUJARDINS und stützt sich dabei auf seinen Befund der verschiedenen Ausbildung bei den Ameisenmännchen, -weibchen und -arbeiterinnen; auch FLÖGEL (26), der durch ausgedehnte vergleichend-anatomische Untersuchungen die Formen feststellte, bei denen sich geringere und bei denen sich mächtigere

pilzhutförmige Körper finden, liefert wertvolles Material zur Unterstützung dieser Ansicht. Die Arbeit von JONESCU schließlich zeigt, daß bei den drei Formen der Bienen Unterschiede vorhanden sind, die auf der verschiedenen Entwickelung der Instinkte beruhen, und daß diese Unterschiede sich in erster Linie in der Größe und Gestalt der pilzhutförmigen Körper bemerkbar machen.

Auch durch physiologische Experimente versuchte man die unentschiedene Frage zu lösen. FAIVRE (24) hatte gefunden, daß das Ventrocerebrum der Sitz der Koordination der Muskelbewegungen des Körpers ist, worauf BINET (11) das Dorsocerebrum für „den Sitz der Macht erklärte, welche diese Bewegungen dirigiert". Nach ihm verhält sich ein enthirntes Insekt ähnlich wie



Textfig. 1. a „Intellectiv cell" des pilzhutförmigen Körpers von Apis mell., b pilzhutförmiger Körper der rechten Seite von oben. Der äußere *P.K* im Schnitt, der innere abgeschnitten. Nach KENYON.

d Dendrit, *n* Neurit, *r.a* vordere Wurzel, *r.i* innere Wurzel, *P.K* pilzhutförmiger Körper, *St* Stiel.

ein der Großhirnhemisphären beraubtes Wirbeltier (Taube); es lebt noch monatelang, frißt, wenn man das Futter unmittelbar zwischen die Palpen plaziert, ist aber unfähig, zu dem Futter zu gehen, selbst wenn es nur ganz wenig von seiner Stellung entfernt ist. Schon KENYON weist aber darauf hin, daß diese Resultate nicht ganz einwandfrei sind, da bei den erwähnten Experimenten weder Riech- noch Sehreize in motorische Impulse verwandelt werden konnten; ob sich das Insekt ebenso verhalten würde, wenn

Lobi optici und Lobi olfactorii intakt gelassen und nur die pilzhutförmigen Körper zerstört würden, ist eine Frage, die damit noch nicht beantwortet ist, und deren Lösung sich allerdings nicht unerhebliche technische Schwierigkeiten in den Weg stellen dürften.

Die rein anatomische Untersuchung hat gleichfalls recht interessante Ergebnisse gezeitigt. Kenyon (40) hat mit Hilfe seiner Bichromat-Silbermethode gefunden, daß die Ganglienzellen der pilzhutförmigen Körper der Biene eine von allen anderen Ganglienzellen auffallend verschiedene Form besitzen, die eine gewisse Aehnlichkeit mit der Form der Purkinjeschen Zellen bei höheren Wirbeltieren aufweist. Jede Zelle im Kelche der pilzhutförmigen Körper (Textfig. 1 A und B) entsendet einen fein verästelten Dendriten *(d)* in die Fibrillärsubstanz der Wand; dieser gibt kurz vor seinem Eintritt einen feinen Ast, den Neuriten *(n)* ab, der sich an der Wand des Bechers hin zum Stiele *(St)* begibt, in welchem er bis zum Ursprung der äußeren *(ra)* und inneren Wurzel *(ri)* fortzieht, wo er sich dann dichotomisch teilt (Kreuzung der Stiele) und je einen Zweig in jede Wurzl entsendet. Diese „intellectiv-cells" sind nach Kenyon für das Bienengehirn charakteristisch und finden sich z. B. nicht bei den höheren Crustaceen, so daß die dort vorkommenden Ganglienzellanhäufungen nicht mit den pilzhutförmigen Körpern der Apiden homologisiert werden können.

Außer diesen „intellectiv-cells" unterscheidet Kenyon (39) noch 5 andere Elemente im Bienengehirn.

1) Sensible Fasern (Afferent or sensory fibers).
2) Verbindungsfasern (Connecting fibers).
3) Motorische Fasern (Efferent fibers).
4) Kommissurenfasern (Commissural fibers).
5) Associationsfasern (Association fibers).

Durch mannigfache Faserzüge und Kommissuren stehen die pilzhutförmigen Körper mit allen wichtigen Zentren des Gehirnes in Verbindung. Die Assoziationsfasern erlauben zum Teil einem eindringenden sensiblen Reize, sofort auf eine motorische Zelle überzuspringen, wodurch eine Verbindung zustande kommt analog dem Reflexbogen höherer Tiere. Die übrigen erlauben dem Reize, einen direkten (Reflex) oder indirekten Weg zu nehmen, nämlich zunächst zu den Zellen der pilzhutförmigen Körper und von dort durch die Fasern einer oder mehrerer Assoziationszellen auf die motorischen Zellen. Aus diesen Ueberlegungen kommt Kenyon zu dem Schluß, daß die Zellen der pilzhutförmigen Körper, „so

ausgezeichnet durch ihre Form und Lage, die Elemente sind, welche die Handlungen kontrollieren oder hervorbringen, die man als intelligent bezeichnet“ (Kenyon).

Auf Grund dieser physiologischen, anatomischen und vergleichend-anatomischen, sowie auf Grund der nachfolgenden Befunde wird man, wie ich gleich hier bemerken möchte, wohl nicht zu weit gehen, wenn man die pilzhutförmigen Körper als hauptsächlichste Reflex- und Assoziationszentren des Hymenopterengehirnes anspricht. Man würde sie auch als „Organe der Intelligenz“ bezeichnen können, wenn man annimmt, daß die Bienen psychische Fähigkeiten im Sinne Bethes (Empfindungsvermögen, Fähigkeit, auf Grund von Gedächtnis und Erfahrung neue Assoziationen zu bilden) besitzen, was auf der einen Seite ebenso lebhaft bestritten (Bethe) wie auf der anderen Seite behauptet wird (v. Buttel-Reepen, Forel, Wasmann).

Die Ausbildung des Syncerebrums kann nun durch mannigfache Momente beeinflußt werden. Die äußere Gestalt z. B. (Viallanes) durch die Art der Nahrung, indem ein weiter Oesophagus eine Verlängerung der Schlundkommissuren bedingt und die Teile des Subösophagealganglions mehr auseinanderhält (Blatta, Coleopteren) als ein enger (Hymenopteren, Dipteren). Diese Verlängerung der Schlundkommissuren kann so weit gehen, daß das Subösophagealganglion in den Prothorax zu liegen kommt (Rhizotrogus, Binet); ferner kann auch die bloße Form des Kopfes von Bedeutung sein. Die weitgehendsten Veränderungen aber werden die Hirnteile erfahren, die mit der zunehmenden Entfaltung der Sinnesorgane bestimmt sind, die von diesen übermittelten Reize weiterzuleiten, beziehentlich zu verarbeiten. So wird eine höhere Ausbildung des Sehvermögens auf die Entwickelung des Lobus opticus (Libellen), des Riechvermögens auf den Lobus olfactorius, schließlich eine Steigerung und Komplizierung der Instinkte auf die Entwickelung der pilzhutförmigen Körper einwirken.

Demgemäß werden wir bei der vergleichenden Betrachtung einer relativ so geschlossenen Gruppe wie der Hymenopteren die auffallendsten Verschiedenheiten an den drei genannten Hirnteilen zu finden erwarten, weshalb man diese vielleicht auch mit einer gewissen Einschränkung als variable Teile den übrigen als konstanten gegenüber stellen kann, ähnlich wie es Jonescu für die drei Formen von Apis mellifica vorschlägt. Die Entwickelung dieser drei variablen Teile werden wir daher auch in erster Linie berücksichtigen.

Die Entwickelung der pilzhutförmigen Körper.

Die niedersten Formen der pilzhutförmigen Körper der Arthropoden, als welche einfache Differenzierungen in der Ganglienzellrinde des Protocerebrums anzusehen wären, finden sich nicht mehr vor, denn auch bei den niedersten Formen der Tracheaten, den Onychophoren und Myriapoden, weisen sie doch bereits einen solchen Grad der Ausbildung auf, daß wir sie nicht mehr als ursprünglich ansehen können (Haller 33). Bei den Branchiaten finden sich niedere, myriapodenähnliche Zustände bei den Isopoden (Leydig), aber die Globuli sind dort so weit nach rückwärts verschoben, daß sie bei Porcellio scaber (Haller) sogar das Antennalganglion berühren, und diese Rückwärtsverschiebung erhält sich auch bis zu den Decapoden (Bellonci, Krieger, Bethe). Da ferner Berger bei den Entomostraken (Phyllopoden, Artemia) noch keine Spur einer Differenzierung hat feststellen können, so ist wohl zweifellos für die beiden Unterstämme der Branchiaten und Tracheaten nicht nur eine konvergente Entwickelung, sondern auch eine diphyletische Entstehung der pilzhutförmigen Körper anzunehmen, ähnlich, wie man eine solche für das Facettenauge bereits annimmt.

Die für die Tracheaten einfachsten Verhältnisse finden wir, wie zu erwarten war, bei den Onychophoren. Die Ganglienzellrinde des Gehirns von Peripatus capensis (Balfour 2, St. Remy 55) besteht fast vollständig aus gleichartigen, protoplasmaarmen Elementen, während Zellen mit relativ reichlichem Protoplasma nur wenig zahlreich und zerstreut auftreten. Außerdem sind aber diese protoplasmaarmen Zellen an zwei Stellen noch enger gelagert und mit Farbstoffen stärker tingierbar als die der Umgebung, und zwar jederseits in der mittleren Region des Cerebrums nach vorn und etwas ventral gerichtet. Diese Zellmassen (masses ganglionnaires antérieures, St. Remy) sind den Globuli resp. pilzhutförmigen Körpern der höher organisierten Tracheaten homolog. Die Fortsätze dieser einheitlichen Zellmassen formieren sich jederseits zu zwei Fibrillenbündeln, die sich jedoch noch scheinbar innerhalb des Globulus vereinigen und als „Stiel" zu der sogenannten „Medullarmasse" ziehen, die durch zahlreiche Fortsätze mit der übrigen Ganglienzellmasse und mit allen anderen Teilen des Gehirns, wahrscheinlich auch mit der Medullarmasse und dem Stiele der gegenüberliegenden Seite in Verbindung steht.

Wir sehen also, daß bei Peripatus capensis zwar erst jeder-

seits unpaare Differenzierungen der Hirnrinde vorhanden sind; die jedoch in jedem Globulus paarig entspringenden Fibrillenbündel weisen auf eine spätere Trennung hin, die weiter fortgeschritten, bereits bei den Myriapoden beobachtet werden kann.

Unter diesen fand HALLER einfachere Verhältnisse bei den Chilopoden als bei den Diplopoden. Seine Abbildung des Gehirns von Iulus terrestris zeigt deutlich, daß die Globuli sich von der vorderen ventralen Fläche des Cerebrums mehr auf den dorsalen Teil desselben verschoben haben, und daß der Beginn einer Einschnürung am Rande eines jeden zu erkennen ist, ohne daß es jedoch zu einer vollständigen Teilung kommt. Aus dem hinteren und seitlichen Teile eines jeden Globulus zieht ein Stiel zunächst abwärts zur Mittellinie und vereinigt sich dort, nach Abgabe einer Kommissur, mit dem der gegenüberliegenden Seite. Gesondert davon sammeln sich Fasern aus den medialen Teilen der Globuli, die gleichfalls durch eine direkte Kommissur in Verbindung stehen, nehmen sodann einen nach unten gerichteten Verlauf, seitlich und hinter dem gemeinsamen ersten Stiele gelegen, mit dem sie dann schließlich vereinigt ventralwärts und nach vorn umbiegen und unter der vorderen Ganglienzellage des Gehirns endigen (cf. HALLER 33, Taf. 12, Fig. 4, 5).

Von nun an müssen wir, auch wenn wir für die Tracheaten eine monophyletische Entstehung der pilzhutförmigen Körper annehmen, doch ihre weitere Ausbildung bei den einzelnen Ordnungen der Hexapoden als getrennt und eventuell konvergent ansehen, da man fast bei allen Insektenordnungen verschiedene Stadien der Ausbildung bei den einzelnen Unterordnungen und Familien antrifft.

So ist z. B. nach FLÖGEL (26) bei einigen kleinen Schmetterlingen nur erst jederseits ein Globulus mit noch eben erkennbarer Wandsubstanz vorhanden, während bei Cossus, Sphinx und Vanessa 4 Globuli mit wohlausgeprägten, wenn auch kleinen Bechern vorkommen. Bei niederen Orthopteren (Forficula, Acridium) finden sich nur 2 Globuli, deren Marksubstanz noch eine einfache breite Platte bildet, während sich bei Acheta und Gryllotalpa bereits eine beginnende Teilung derselben anbahnt (DIETL), die bei Blatta (NEWTON, HALLER) durchgeführt ist; bei der dann die pilzhutförmigen Körper eine Ausbildung erfahren fast wie bei den Hymenopteren.

Aehnlich findet HALLER bei einer Coleoptere, Procrustes coriaceus, die Zelllage der Globuli von der Umgebung noch nicht

differenziert, obgleich sich schon jederseits zwei Stiele vorfinden, wogegen sich bei Dytiscus (Berger) und Hydrophilus (Flögel) die Ganglienzellen der Globuli deutlich von den benachbarten abheben und sich jederseits in zwei Teile getrennt haben.

Wenn wir aber demnach in jeder Ordnung eine selbständige und konvergente Entwickelung annehmen, so ist damit nicht ausgeschlossen, daß die bei einzelnen Arten auftretenden Formen auch als Resultat einer Rückbildung angesehen werden können.

A. Tenthrediniden.

Untersucht wurden die Arten:

Tenthredo mesomelaena,
Tenthredo flava,
Allanthus scrophulariae,
Allanthus arcuatus,
Encarsioneura Sturmii.

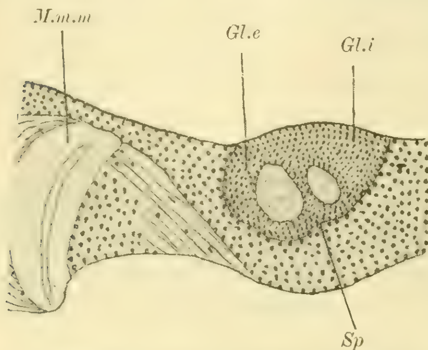
Einleitend möchte ich bemerken, daß für die untersuchten Arten, absolute Differenzen in der Größe ausgenommen, keinerlei merkliche Verschiedenheiten festzustellen waren, so daß die nachfolgende Beschreibung für die bearbeiteten Formen allgemeine Gültigkeit haben dürfte.

Ueber das Gehirn der Blattwespen ist mir bisher nur eine kurze Notiz von Flögel (26) bekannt, der bei Tenthredo ribis „rudimentäre Becher“ konstatierte, ähnlich wie bei Neuropteren und Coleopteren.

Eine Frontalansicht des in toto herauspräparierten und unter Alkohol gezeichneten Gehirns von Tenthredo flava gibt Fig. 1 (Taf. 18). Wir erkennen daran die in der Mitte liegende Hauptmasse des Syncerebrums, von der sich nach vorn und etwas ventral gerichtet die Lobi olfactorii abheben und in die Antennalnerven *(Na)* fortsetzen. Die vordere Fläche zeigt eine ganz seichte, nur schwer erkennbare mediale Furche, die sich am oberen dorsalen Rande des Gehirns durch eine kleine Einziehung bemerkbar macht („le sillon cérébral médian, Viallanes). Eine weitere Differenzierung ist äußerlich ohne weiteres nicht erkennbar, insbesondere keine Vorwölbung an der dorsalen Fläche, welche auf das Vorhandensein der pilzhutförmigen Körper schließen ließe. An diesen mittleren Teil schließt sich scharf abgesetzt jederseits der voluminöse, gut entwickelte Lobus opticus *(L.opt)* an, mit der auf die vordere Fläche herübergreifenden Retina *(Ret)*.

Die Schnitte verschaffen uns die weitere Kenntnis von dem inneren Bau des Gehirns, das alle wesentlichen Bestandteile des Gehirns der sozialen Hymenopteren, freilich in verschiedener Ausbildung, besitzt.

Die Globuli[1]) zeigen sich als jederseits unpaare Differenzierungen im Ganglienzellbelage des Gehirns. Eine Zweiteilung ist durch eine schwache Einziehung (Textfig. 2, *Sp*) am hinteren Rande angedeutet, jedoch noch nicht durchgeführt, weswegen auch die Spaltfurche (la scissure du corps pédonculé, Viallanes) nicht klar ausgeprägt ist. Diese besonders bei höchststehenden Hymenopteren (Vespa) sehr scharf ausgeprägte Spaltfurche bildet bekanntlich die äußerlich sichtbare Grenze zwischen den Ganglienzellen, die der inneren und denen, die der äußeren Markmasse (Becher) der pilzhutförmigen Körper zugehören. Diese Grenze existiert natürlich auch bei den Tenthrediniden und wird zweifellos durch die auf der Hinterseite der Globuli befindliche Einziehung zwischen den beiden Markmassen hindurch von hinten medial nach vorn lateral verlaufen. Trotz der nicht ganz vollständigen Trennung spreche ich daher zur leichteren Verständigung von einem Globulus externus und internus (vergl. auch Uroceriden und Cynipiden).



Textfig. 2. Horizontalschnitt durch die linke Hälfte des Gehirns von Allanthus scrophulariae.
Gl.i Globulus internus, *Gl.e* Globulus externus, *M.m.m* mittlere Markmasse des Lobus opticus, *Sp* Andeutung der Spaltfurche. Vergr. 1 : 80.

Die Globuli liegen, sich in der Medianlinie mit denen der anderen Seite nicht berührend (s. auch Fig. 7, Taf. 19), auf der dorsalen Fläche des Protocerebrums und greifen etwas auf die hintere hinüber, wobei der innere (Textfig. 2 *gl.i*) etwas nach vorn gegenüber dem äußeren hinteren *(gl.e)* verschoben ist. Die Zellen der Globuli sind scharf gegen die ihnen jederseits benachbarten Zellen der Pars intercerebralis Haller (Fig. 7 *P.i*, Taf. 19)

1) Als „Globuli" bezeichne ich die bei höheren Apiden jederseits paarigen Ganglienzellanhäufungen mit ihren Markmassen, von denen je zwei auf einer Seite einen pilzhutförmigen Körper bilden.

abgesetzt und unterscheiden sich auch von denen der Sehganglien auffällig durch ihre Größe, Lagerung und Verhältnis von Kern zu Protoplasma. Fig. 8a—c (Taf. 19) gibt zur Erläuterung dieser Verhältnisse die drei Zelltypen bei gleicher Vergrößerung wieder.

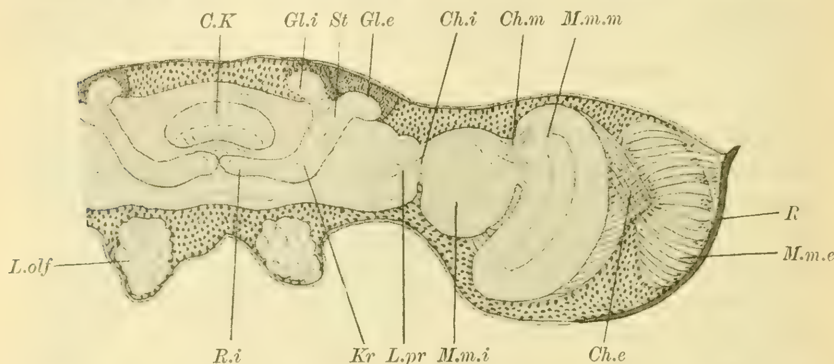
Fig. 8a (Taf. 19) zeigt eine der im übrigen nicht gleich großen Zellen der Pars intercerebralis. Die große birnenförmige Zelle enthält sehr reichliches, fein gekörntes Protoplasma, in dessen Mitte, durch einen hellen Hof von ihm abgesetzt, sich der etwa $^1/_8$ des Zellvolumens besitzende Kern befindet. Das Chromatin derselben ist zum Teil in feinen Bröckchen auf den Maschen des Liningerüstes verteilt, zum größten Teil in dem stark färbbaren Nucleolus vereinigt.

Die Zellen des Lobus opticus (Fig. 8b, Taf. 19) sind wesentlich kleiner und in ihrer äußeren Form unregelmäßig gestaltet, untereinander dagegen von annähernd derselben Größe. Sie liegen eng aneinander in dem feinen, sie umhüllenden Neuroglianetz, durch das hindurch sie nach Haller durch Protoplasmabrücken in Verbindung stehen (Blatta). Ich habe bei den Tenthrediniden solche Protoplasmabrücken nicht deutlich nachweisen können, möchte jedoch ihre Existenz deswegen nicht ohne weiteres in Abrede stellen. — Die Zellen sind bedeutend ärmer an Protoplasma als die Elemente der Pars intercerebralis, dagegen ist ihr Kern relativ größer als bei diesen, er nimmt etwa $^1/_4$ des gesamten Zellvolumens ein; sein Chromatin ist in feinen Bröckchen verteilt, ein Nucleolus fehlt dagegen.

Noch kleiner sind die Zellen der Globuli (Fig. 8c, Taf. 19), die im übrigen unter sich gleich groß sind und eng aneinander liegen. Das Verhältnis von Kern zu Protoplasma verschiebt sich hier noch mehr zugunsten des ersteren, der nahezu die ganze Zelle ausfüllt, im inneren reichliches, in Brocken zerstreutes Chromatin enthält und bekanntlich außerordentlich stark färbbar ist. Die Zellen senden Fortsätze gegen die Nachbarzellen aus, von denen bei manchen einer in einen sehr feinen, fadenförmigen Neuriten ausläuft. Diese sammeln sich nun jederseits zu zwei umfangreichen Faserbündeln, den Stielen. Diese, als Marksubstanz der Globuli, bilden noch nicht die Becherform der höheren Apiden, auch die Form einer Schale besitzen sie noch nicht einmal andeutungsweise, sondern zeigen lediglich an ihren Enden kolbenähnliche Auftreibungen (Textfig. 3 *St*).

Die Stiele legen sich sehr bald noch innerhalb der sie umgebenden Zellmasse der Globuli nebeneinander (Fig. 7 *St*, Taf. 19)

und nehmen zusammen einen eigentümlichen Verlauf, zunächst nach abwärts bis zu dem tiefsten Punkte, der sich auf einer Ebene unterhalb des Zentralkörpers befindet. Dabei ziehen die Stiele zunächst etwas nach hinten und beschreiben einen schwachen Bogen mit der Konkavität nach vorn und oben (Sagittalschnitt Fig. 9 *St*, Taf. 19) und einen weiteren Bogen, der mit der Konkavität medianwärts gerichtet ist. An dem tiefsten Punkte findet sodann die Kreuzung der Stiele statt (Fig. 11 *Kr*, Taf. 19), deren Fasern sich hier durchdringen und in der eingangs erwähnten



Textfig. 3. Schnitt durch das Gehirn von Tenthredo flava ♀. Ebene zwischen der Horizontal- und Frontalebene. Halbschematisch (der eingezeichnete Globulus internus ist auf dem Präparat nicht mehr getroffen).

R Retina, *M.m.e*, *M.m.m.*, *M.m.i* äußere, mittlere und innere Fibrillärmasse, *Ch.e*, *Ch.m*, *Ch.i* äußere, mittlere und innere Kreuzung, *St* Stiel, *Kr* Kreuzung, *R.i* innere Wurzel, *L.pr* Lobus protocerebralis, *Gl.i* Globulus internus, *Gl.e* Globulus externus, *C.K* Centralkörper, *L.olf* Lobus olfactorius. Vergr. 1 : 64.

Weise dichotomisch teilen, indem sich der eine Ast in die hier entspringende vordere, der andere in die innere Wurzel begibt.

Die vordere Wurzel zieht sodann direkt nach vorn, sich etwas nach oben (Fig. 10 *R.a*, Taf. 19) und lateralwärts (Fig. 11 *R.a*, Horizontalschnitt, Taf. 19) biegend und endet in einer keulenförmigen Auftreibung unter dem Ganglienzellbelage der Vorderseite des Gehirns, während die innere Wurzel (Textfig. 3; Fig. 7, 11 *R.i*, Taf. 19) etwas nach hinten und wieder ansteigend verlaufend in der Mittellinie unter dem Zentralkörper *(CK)* mit der von der anderen Seite kommenden zusammentrifft, ohne sich jedoch mit ihr zu vereinigen („Balkennaht“ der älteren Autoren).

Diese eigenartigen Verhältnisse machen es unmöglich, den ganzen Verlauf der Stiele — auch mit Ausschluß der vorderen Wurzeln auf einem Frontalschnitte zu verfolgen. Die Textfig. 3

eines Schnittes, der in der Richtung von hinten oben nach unten vorn geführt wurde, ist daher etwas schematisiert, da der eingezeichnete Globulus internus nicht mehr getroffen ist. Auf der Fig. 7 (Taf. 19) ist der linke Stiel dreimal angeschnitten.

Lobus opticus.

Haller hat den Satz ausgesprochen, daß die Entwicklung der pilzhutförmigen Körper im umgekehrten Verhältnis zu der des Lobus opticus steht. Diesem Satze kann eine allgemeine Gültigkeit nicht abgesprochen werden, wenn auch in einzelnen Fällen Ausnahmen konstatiert werden können. Bei den Tenthrediniden ist im Gegensatz zu der geringen Entwickelung der Globuli der Lobus opticus in allen typischen Teilen sehr gut ausgebildet (Fig. 7, 11, Taf. 19).

Auf die zu äußerst liegende Retina *(Ret)* folgt die subretinale Nervenbündelschicht (*S.Nbs*, la couche des fibres post-rétiniennes, Viallanes), deren Fasern zu der äußeren Fibrillärmasse hinüberleiten *(M.m.e)*. Diese, in ihrer Gestalt einer konkav-konvexen, mit der Konkavität medialwärts gerichteten Linse gleichend, entspricht in Ausdehnung und Form dem Facettenauge und zeigt ähnliche Strukturverhältnisse wie bei Apis mellifica. Zu äußerst unterscheidet man eine Ganglienzellschicht (la couche à noyaux, Viallanes, Fig. 7, 11 *a*, Taf. 19), auf diese folgt eine Schicht von Fibrillärsubstanz (la couche des palissades, Viallanes; Spindelschicht, Jonescu), die dritte Schicht wird gebildet von kleinen, schwach tingierbaren Zellen und einem Fibrillennetz, an dem man wieder drei Teile unterscheidet. Zwei äußere feine Fibrillennetze, die von den Fortsätzen der zu beiden Seiten liegenden Ganglienzellen gebildet werden (Figg. 7, 11 *b*, Taf. 19), und die beide ein mittleres dickeres Fibrillennetz einschließen. In bezug auf die feinere Struktur der Spindeln und auf die Beziehung der ersten Ganglienzellage *(a)* zu diesen und den subretinalen Nervenbündelfasern verweise ich auf Jonescu; sie ist dieselbe wie bei Apis mellifica. Die aus der äußeren Fibrillärmasse austretenden Nervenfasern begeben sich durch die äußere Kreuzung (Chiasma externum, Fig. 7, 11 *Ch.e*, Taf. 19) zu der mittleren Fibrillärmasse (Massa medullaris media, *M.m.m*). Die Fasern dieser äußeren Kreuzung, die nur auf Sagittal- und Horizontalschniten gut verfolgt werden kann, setzen sich zusammen zum kleineren Teil aus den Neuriten der Zellen *a* der äußeren Markmasse (Kenyon), indem diese die Spindelschicht durchlaufen und durch die Kreuzung direkt in die mittlere Fibrillär-

masse eindringen. Den größeren Teil bilden die Neuriten der Ganglienzellen um die mittlere Fibrillärmasse (Haller, Parker) und um die äußere Kreuzung (Jonescu). Diese Neuriten dringen distalwärts in die Fibrillärmasse ein.

Die mittlere Fibrillärmasse *(M.m.m)* die gleichfalls die Gestalt einer konkav-konvexen Linse besitzt, blickt bei den Tenthrediniden mit ihrer konkaven Oberfläche lateral-, mit der konvexen medialwärts (Fig. 11, Taf. 19). Der vorwiegend radiale, zum Teil auch tangentiale Verlauf der Fasern bedingt eine eigentümliche Struktur der Markmasse, an der man zwei dunkle äußere und einen hellen mittleren Bezirk unterscheiden kann.

Die mittlere Kreuzung (Chiasma medium, *Ch.m*), gleichfalls auf Horizontalschnitten besonders deutlich, verbindet die mittlere mit der inneren Markmasse. Außerdem ist die mittlere Markmasse noch direkt mit den Lobi protocerebrales verbunden. Zunächst durch den Fasciculus superior anterior (Fig. 16 *F.s.a*, Taf. 19; Fig. 18, Taf. 20. Diese Verbindung, ebenso wie alle folgenden, existiert auch bei den Tenthrediniden. Da sie jedoch zum Teil auf den abgebildeten Schnitten nicht getroffen sind, verweise ich in solchen Fällen zur Orientierung auf andere Hymenopterenschnitte, auf denen sie abgebildet werden konnten). Dieser entspringt vom vorderen oberen bis mittleren Rande der mittleren Fibrillärmasse; ein Teil seiner Fasern dringt direkt in die Marksubstanz der Globuli ein (cf. Fig. 23, Taf. 20), ein Teil geht nach unten zum „Fasciculus optico-antennalis“ und kreuzt sich dabei mit einem aus dem unteren Rande der mittleren Markmasse kommenden Bündelchen (unterer Teil des Fasciculus superior anterior, cf. Fig. 26 *UT*), dessen Fasern zum Teil in die Becher gehen, zum Teil zum Fasciculus optico-antennalis (Jonescu). Der mittlere Teil des Fasciculus superior anterior gibt gleich nach seinem Austritt aus der Markmasse den Fasciculus superior posterior ab, (Faisceau supéro-postérieur, Viallanes; cf. Fig. 18 *F.s.p*, Taf. 20), der sich mit dem der Gegenseite durch die Kommissuren verbindet, so eine direkte Verbindung zwischen den mittleren Markmassen beider Lobi optici herstellend. — Weitere Fasern des Fasciculus superior anterior treten in das Protocerebrum ein und gehen durch die vordere Kommissur (Fig. 11 *C.a*, Taf. 19) auf die andere Seite. Schließlich geht noch von dem Ursprung des Fasciculus superior posterior ein direktes Bündelchen (Faisceau anastomotique, Viallanes) zur inneren Fibrillärmasse.

Die innere Fibrillärmasse (*M.m.i* Fig. 7, 11, Taf. 19) zeigt auf

Frontalschnitten eine kreisförmige, auf Horizontalschnitten eine mehr ovale Gestalt. Strukturell kann man an ihr einen distalen, radiär gestreiften, und einen proximalen, mehr homogen aussehenden Teil unterscheiden. Nach JONESCUS Befunden an Puppen von Apis mellifica soll diese innere Medullarmasse als aus zwei Linsen, einer äußeren konkav-konvexen und einer inneren mehr bikonvexen verschmolzen zu denken sein, wodurch er eine Homologisierung mit dem Lobus opticus der Crustaceen ermöglichen zu können glaubt. Danach entspräche die äußere Medullarmasse der Hymenopteren dem „first optic Ganglion“ (PARKER, 53) der Crustaceen, die äußere Kreuzung der „first decussation“, die mittlere Fibrillärmasse dem „second optic Ganglion“, die mittlere Kreuzung der „second decussation“, der äußere (radiär gestreifte) Teil der inneren Markmasse dem „third optic Ganglion“, der innere Teil der inneren Markmasse dem „fourth optic Ganglion“.

So bestechend diese Hypothese zunächst scheint, glaube ich doch, daß sich schwerwiegende Bedenken gegen sie geltend machen werden, zunächst in Beziehung auf die Ontogenese. Es macht in der Tat bei Untersuchungen besonders von Puppen den Eindruck, als ob die innere Markmasse aus zwei Teilen bestehe; etwas ähnliches ist aber auch bei der mittleren Markmasse der Fall. Hier jedoch wie dort bewirken nach meiner Ueberzeugung der aus dem hinteren medialen Rande der inneren und dem vorderen medialen Rande der äußeren Markmasse austretende Fasciculus inferior posterior, bezw. Fasciculus superior anterior und posterior lediglich durch ihren tangentialen Verlauf im Inneren der Markmassen den Anschein, als ob diese je aus zwei getrennten Linsen bestünden.

Auch aus der Phylogenie ergeben sich keine Anhaltspunkte für die oben erwähnte Hypothese. Einmal finden wir weder bei niederen Hymenopteren (Tenthrediniden) noch bei niederen Tracheaten überhaupt ein Auftreten von vier Markmassen im Lobus opiticus. Bei niederen Tracheaten (Myriapoden, HALLER) und Branchiaten (Artemia, BERGER, 5) existieren allerdings noch gewisse Aehnlichkeiten im Aufbau desselben, also noch lange, ehe es zur Differenzierung der typischen Markmassen gekommen ist. Deren Entwicklung muß vielmehr, wie bei den Globuli und dem Facettenauge, unabhängig voneinander in beiden Stämmen erfolgt sein, hat aber in diesem Falle zu nicht kongruenten Ergebnissen geführt, indem sich bei den Crustaceen vier, bei den Tracheaten jedoch nur höchstens drei Markmassen herausbildeten.

Außerdem machen die Fasern zwischen der dritten und vierten Markmasse bei den Crustaceen eine Kreuzung (third decussation) durch, während bei den Hymenopteren die Fasern der mittleren Kreuzung, die in den hinteren medialen Rand der inneren Markmasse eintreten, sowohl den radiär gestreiften Teil derselben wie auch den mehr homogenen Teil in geradem Verlaufe durchsetzen, wie auch JONESCU in seiner im übrigen sehr genauen Beschreibung hervorhebt.

Aus allen diesen Gründen glaube ich, daß eine Homologisierung der Teile des Lobus opticus bei den Crustaceen und Hymenopteren undurchführbar ist.

Aus der inneren Markmasse treten die Fasern in die Lobi protocerebrales ein unter teilweiser Kreuzung, so daß der Name „innere Kreuzung", von JONESCU vorgeschlagen, berechtigt erscheint (cf. Fig. 7 *Ch.i*, Taf. 19). Diese Fasern kann man in zwei große Bündel gruppieren; den Fasciculus infero-anterior (Fig. 11 *F.i.a*, Taf. 19; faisceau inféro-antérieur, VIALLANES), dessen Fasern sich beim Eintritt in die Lobi protocerebrales zum kleineren Teil in die verschiedenen Gegenden des Gehirns aufsplittern, zum größeren Teil zum Tuberculum opticum (Fig. 11 *T.opt*, Taf. 19) ziehen. (anterior optic tract, KENYON); ferner den Fasciculus infero-posterior (faisceau inféro-postérieur, VIALLANES; posterior optic tract, KENYON), dessen Fasern zum großen Teil das Protocerebrum durchdringen und sich als „Cordon commissural", VIALLANES (66) mit dem der Gegenseite verbinden, indem er so eine direkte Verbindung der beiden inneren Markmassen bewerkstelligt.

Lobus olfactorius.

An der Fasermasse des von einer Ganglienzellage bekleideten Lobus olfactorius unterscheidet man bekanntlich eine Rinden- und eine Markschicht. Die erste ist charakterisiert durch die Einlagerung der Glomerula olfactoria (Fig. 7 *Gl.olf*, Taf. 19), deren periphere Anordnung KENYON zu der Bezeichnung „antennal morula" veranlaßte. Diese Glomerula sind als Nervenendbäumchen erkannt; sie finden sich besonders zahlreich an der oberen und unteren Seite des Lobus olfactorius und bilden hier die Wurzeln für die beiden Antennalnerven, den oberen sensiblen (Nervus antennalis superior, antenno-sensory nerve, KENYON, 39) und den unteren motorischen (Nervus antennalis inferior, antenno-motor externus, KENYON). Der Ursprung des letzteren aus den unteren Teilen der Antennenmorula (nach KENYON außerhalb des Lobus olfactorius)

wurde erst von Jonescu sichergestellt. Eine von dem letzten Autor für möglich gehaltene Kreuzung von Fasern beider Nerven beim Eintritt in die Fibrillärsubstanz des Lobus olfactorius findet nach meinen Untersuchungen nicht statt.

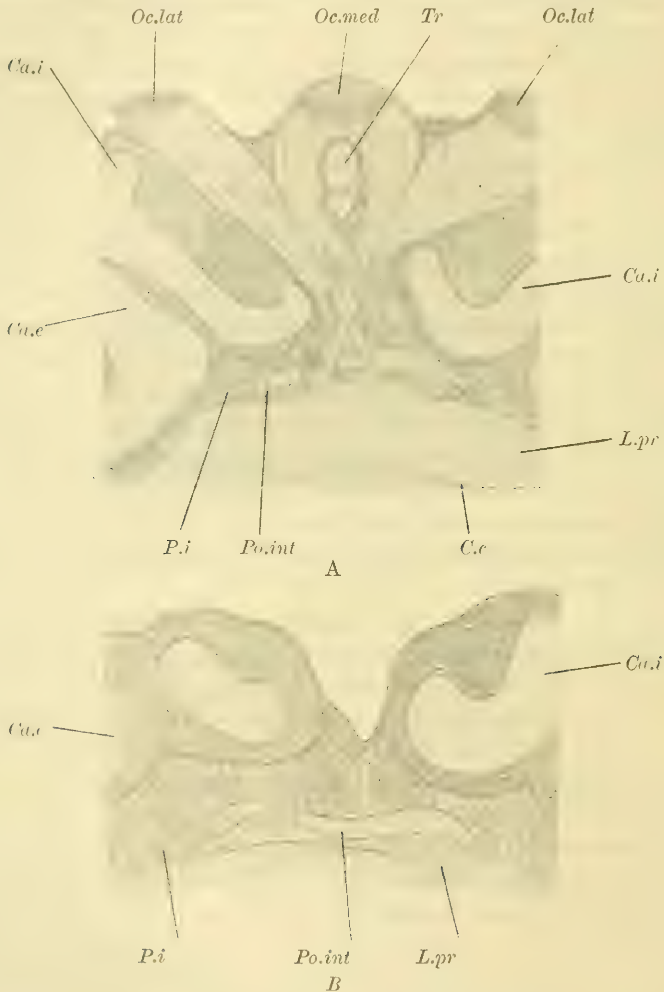
Die Verbindungen des Lobus olfactorius mit den übrigen Teilen des Cerebrums lassen sich in zwei große Faserzüge gruppieren, den Fasciculus antennalis superior und inferior. Der Fasciculus antennalis superior vermittelt durch eine Abzweigung eine Verbindung mit den Ganglienzellen der Pars intercerebralis und dadurch mit der Intercerebralbrücke und den Ocellarnerven, und durch ein weiteres Bündelchen mit dem Lobus opticus der gegenüberliegenden Seite; der Hauptzweig zieht zur inneren und mittleren Markmasse des Lobus opticus derselben Seite. (Opticus antennalis Zweig des Fasciculus antennalis superior, Jonescu; in der Hauptsache gleichbedeutend mit dem Faisceau optico-olfactif, Viallanes. Funiculus optico-antennalis, Haller. Tractus olfactorius-opticus Bellonci, 4). Der Fasciculus antennalis inferior wendet sich nach Abgabe weniger Fasern in die innere Markmasse des Lobus opticus nach oben und zieht, nach meinen Untersuchungen auch mit dem Zentralkörper in Beziehung tretend, direkt zur Marksubstanz der Globuli. Genaueres über die Topographie dieser einzelnen, im übrigen gut bekannten Bündel kann bei den genannten Autoren nachgesehen werden.

Bei den Tenthrediniden erscheint der Lobus olfactorius im Gegensatz zu dem gut entwickelten Lobus opticus noch ziemlich primitiv, sowohl durch seine Kleinheit (vgl. auch Fig. 1, Taf. 18) als auch durch die geringe Anzahl der vorhandenen Glomerula (Fig. 7, Taf. 19). Die Tiere bedienen sich also offenbar hauptsächlich ihres Sehvermögens, wogegen das Geruchs- und Tastvermögen erst in zweiter Linie in Betracht kommt.

Eigentümlich für die Tenthrediniden ist ferner die Gestalt des Zentralkörpers. Dieser (Fig. 7 *C.K*, Taf. 19) besteht zwar hier wie überall bei den Hymenopteren, aus zwei Teilen, einem oberen helleren, aus Längsfasern zusammengesetzten, und einem unteren dunkleren; aber die Trennung erscheint hier nicht so deutlich wie bei den höheren Apiden. Ferner findet nicht ein vollständiges Umgreifen des unteren Teiles durch den oberen kappenförmigen statt; infolgedessen besitzt der Zentralkörper nicht die bekannte, auf dem Frontalschnitt annähernd halbkreisförmige Gestalt, er erscheint mehr in die Breite gezogen und dorsoventral zusammengedrückt.

Die Ocellarnerven und die Intercerebralbrücke.

An dieser Stelle möchte ich auch kurz noch einiges mitteilen über den Verlauf der Ocellarnerven und über eine eigentümliche Kommissur, die Intercerebralbrücke, obgleich diese Verhältnisse



Textfig. 4 A. Schnitt schräg von hinten-oben nach vorn-unten durch das Gehirn von Bombus agrorum ♀.

Oc.med mediales Ocellum, *Oc.lat* laterale Ocellen, *Tr* Trachee, *Ca.i* innerer Becher, *Ca.e* äußerer Becher, *L.pr* Protocerebralloben, *Po.int* Pons intercerebralis, *P.i* Pars intercerebralis, *C.c* Cordon commissural (VIALLANES). Vergr. 1 : 75.

Textfig. 4 B. Schnitt durch das Gehirn von Camponotus herculeanus ☿. Bezeichnungen wie oben. Vergr. 1 : 145.

weniger bei den Tenthrediniden als bei Bombus und Vespa untersucht wurden.

Die Hymenopteren besitzen im allgemeinen 3 Ocellen (Ausnahmen existieren z. B. bei den Ameisen), 2 seitliche und ein medianes unpaares, das als aus zweien verschmolzen anzusehen ist. Von dem medialen Ocellum (Textfig. 4 A, *Oc.med*) entspringen dementsprechend 2 Nerven, deren jeder sich (nach Viallanes [66]) mit dem des benachbarten lateralen Ocellums *(Oc.lat)* vereinigen soll.

Diese Darstellung ist ungenau. Ich habe gefunden, daß die Nervenfasern des medialen Scheitelauges die unter diesem liegende Trachee (Textfig. 4 A, *Tr*) umgreifen und dabei neben die Fasern der lateralen Ocellen zu liegen kommen, ohne sich aber mit diesen zu vereinigen; vielmehr kreuzen sie sich unter der Trachee miteinander, so daß die Fasern der rechten Hälfte des mittleren Ocellums zu denen des linken lateralen ziehen und umgekehrt; diese Kreuzung scheint mir eine vollständige zu sein. Die Nerven der lateralen Ocellen, die zunächst medialwärts verlaufen, biegen am Rande der pilzhutförmigen Körper scharf lateralwärts um und beteiligen sich an der oben erwähnten Kreuzung nicht; soweit ich jedoch erkennen konnte, schicken sie wenige ihrer medialen Fasern zur Mittellinie oder darüber hinaus, indem sie so eine zweite Kreuzung bilden, unterhalb der ersten und sehr viel weniger bedeutend als diese. — Die Ocellarnervenfasern treten dann, wie Haller erkannte, mit den Zellen der Pars intercerebralis in Verbindung, deren Fortsätze weiterhin in die Protocerebralloben *(L.pr)* eindringen. Ein Teil der Fasern begibt sich dann zu den Kernen des Zentralkörpers (tubercules du corps central, Viallanes; Ocellarglomerulen, Kenyon) und steht durch diese sowie durch den Zentralkörper mit allen wichtigen Zentren des Gehirns in Verbindung. Ein anderer Teil begibt sich direkt in das Unterschlundganglion und weiter in das Bauchmark. Außerdem konnte ich noch Beziehungen beobachten zu dem „Cordon commissural“, Viallanes (Textfig. 4 A, *C.c*), der die direkte Kommissur der als Fasciculus inferior posterior aus der inneren Markmasse des Lobus opticus in die Protocerebralloben eindringenden Faserzüge mit denen der Gegenseite darstellt, und weitere Beziehungen zu dem Fasciculus antennalis inferior, wodurch eine direkte Verbindung der Ocellen mit dem Lobus opticus einerseits und dem Lobus olfactorius andererseits hergestellt wird.

Aus den Fortsätzen der Zellen der Pars intercerebralis ent-

steht ferner ein charakteristisch brückenähnliches Gebilde, das, von früheren Autoren übersehen, von VIALLANES zuerst nicht nur bei den Hymenopteren, sondern auch bei mehreren Dipteren, Orthopteren, Neuropteren und Coleopteren als „pont des lobes protocérébraux" beschrieben wurde. (Fibrillar arch, KENYON). Der von VIALLANES gewählte Name hat eine gewisse Berechtigung, als in der Tat beim erwachsenen Tiere Bahnen aus den Protocerebralloben in die Brücke eindringen, möglicherweise allerdings indirekt unter Einschaltung einer Ganglienzelle, wie es nach Befunden an Puppen sogar sehr wahrscheinlich scheint.

JONESCU nennt diese Fasermasse „Ocellarnervenbrücke" und sieht in ihr eine chiasmatische Bahn der Ocellarnerven.

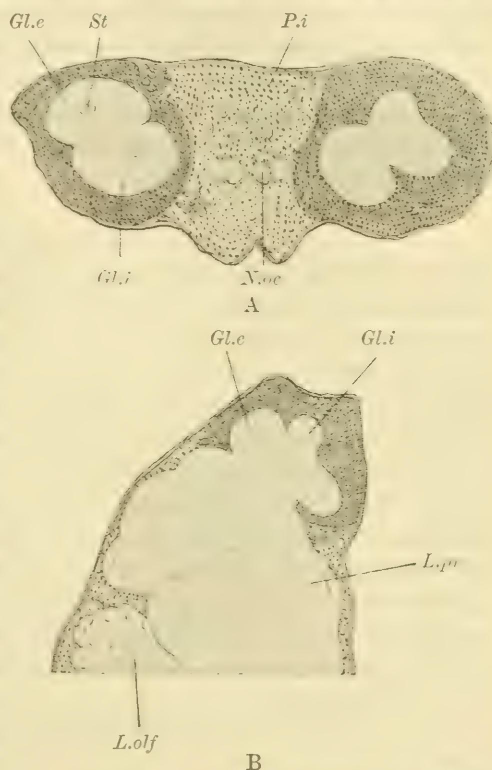
Nun gehen zwar die Ocellarnerven auf ihrem Wege vom Ocellarganglion zur Pars intercerebralis dicht hinter dieser Brücke durch, einige Fasern scheinen auch vor ihr durchzugehen oder sie zu durchsetzen, niemals aber habe ich eine direkte Beziehung zwischen beiden feststellen können. Da ich außerdem diese Kommissur sehr gut entwickelt gefunden habe bei Camponotus herculeanus ☿ (Textfig. 4B *Po.int*), obgleich diese weder Ocellen noch die dazugehörigen Nervenfasern mehr besitzt, so glaube ich, daß eine direkte Beziehung der Brücke zu den Ocellarnerven nicht besteht, daß diese vielmehr in der Hauptsache die Verbindung einer Ganglienzellgruppe der Pars intercerebralis der einen mit der der anderen Seite bewirkt und schlage deshalb den Namen „Intercerebralbrücke" vor (Pons intercerebralis *Po.int*).

B. Cynipiden.

Untersucht: Rhodites rosae.

Wegen der Kleinheit der Tiere gelang mir die Präparation des Gehirns nicht, weshalb ich auch keine Totalabbildung desselben geben kann. Auch sonst stellen sich der Untersuchung mancherlei technische Schwierigkeiten entgegen, da das Chitin des Kopfes auch bei kurz nach dem Ausschlüpfen fixierten Imagines bereits eine erhebliche Härte besitzt und zunächst erweicht werden muß. Die Anwendung des für solche Fälle meist gebräuchlichen Eau de Javelle ist wenig zu empfehlen, da das feine Gewebe des Zentralnervensystems erheblich darunter leidet. Bessere Resultate ergab Zedernholzöl, aus dem die Köpfe nach längerem Verweilen (bis zu mehreren Tagen) direkt in Paraffin übergeführt wurden. Lückenlose Serienschnitte sind aber auch dann kaum zu erzielen.

Nach Frontalschnitten zu urteilen (Fig. 12, Taf. 19) sind an der dorsalen Fläche des Gehirns merkliche Hervorwölbungen vorhanden, und dementsprechend zeigen sich auch die Globuli stärker entwickelt als bei den Tenthrediniden. Die Ganglienzellen derselben berühren sich zwar in der Mittellinie bei weitem nicht, haben sich aber lateralwärts weiter ausgedehnt und greifen bis über die innere Markmasse des Lobus opticus herüber. Dabei liegt der innere Globulus weiter kaudalwärts als der äußere, was deutlich aus Horizontal- und Sagittalschnitten hervorgeht (Textfig. 5 A u. B), so daß die allerdings nicht deutlich ausgeprägte Spaltfurche von hinten lateral, nach vorn medial, auf tiefer gelegenen Schnitten (Textfig. 5 A, linke Hälfte) fast in der Frontalebene des Gehirns verlaufen würde und dadurch die Unterscheidung eines vorderen lateralen und hinteren medialen Globulus erlaubt. Die Fibrillärmasse des Globulus internus sieht dabei nach hinten und etwas medial (Textfigur 5 B, *Gl.i*), die des Globulus externus nach vorn und lateral. Dieses Verhalten ist für die Cynipiden charakteristisch; sie stehen damit im Gegensatz nicht nur zu den Tenthrediniden, sondern auch, wie ich vorweg bemerken möchte, zu allen anderen von mir untersuchten Hymenopteren, bei denen die Spaltfurche im umgekehrten Sinne, also von hinten medial nach vorn lateral, bei wenigen Arten nur direkt von vorn nach hinten verläuft.



Textfig. 5. Ein Horizontalschnitt (A) und ein Sagittalschnitt (B) durch das Gehirn von Rhodites rosae ♀.

Gl.e Aeußerer Globulus, *Gl.i* Innerer Globulus, *P.i* Pars intercerebralis, *N.oc* Nervi ocellares, *L.pr* Lobus protocerebralis, *L.olf.* Lobus olfactorius. Vergr. 1:270.

Die Markmassen der Globuli haben eine Differenzierung erfahren, indem sie nicht mehr einfach kolbenförmige Anschwellungen vorstellen, sondern in ihrer Mitte Vertiefungen aufweisen (Textfigur 5 B, Fig. 12). Diesen „Schalentypus“ werden wir auch bei den Uroceriden wiederfinden. Die Stiele ziehen nach abwärts in ganz ähnlichem Verlauf wie bei den Blattwespen (vgl. hierzu Textfig. 3), auch hier erfolgt an der tiefsten Stelle des beschriebenen Bogens die Kreuzung der Stiele und der Abgang der vorderen Wurzel (Fig. 13 *R.a*, Taf. 19) direkt frontalwärts, während die innere *(R.i)*, sich rückwärts und etwas nach oben wendend, die Medianlinie unter dem im übrigen sehr gut entwickelten Zentralkörper (Fig. 12 *CK*) erreicht.

Der Lobus opticus

scheint zwar im Verhältnis zum Protocerebrum bedeutend weniger voluminös zu sein als bei den Tenthrediniden, zeigt aber im übrigen keine wesentlichen Verschiedenheiten gegenüber den dort besprochenen Verhältnissen. Auf dem Horizontalschnitt (Fig. 13, Taf. 19) zeigt sich allerdings, daß der Querdurchmesser bei der mittleren *(M.m.m)* und inneren Markmasse *(M.m.i)* im Verhältnis zu dem Längsdurchmesser größer ist als bei den Blattwespen, so daß die mittlere Markmasse voluminöser und die innere nicht mehr annähernd oval oder elliptisch, sondern kreisrund erscheint. Außerdem verdient vielleicht noch erwähnt zu werden, daß diese beiden Markmassen so nahe aneinander gerückt sind, daß mir ein Erkennen der mittleren Kreuzung nicht mit absoluter Sicherheit möglich war, ohne daß ich jedoch deswegen an ihrer Existenz zweifeln möchte.

Der beinahe der ganzen Breite des Protocerebrums aufsitzende

Lobus olfactorius

(Fig. 12 *L.olf*, Taf. 19) ist im Gegensatz zum Lobus opticus relativ wie absolut sehr gut entwickelt und weist eine beträchtliche Zahl von Glomerulen auf.

C. Uroceriden.

Untersucht: Sirex gigas, Sirex invencus.

Das Gehirn der Uroceriden füllt bei weitem nicht die geräumige Höhlung des Kopfes aus, es ist daher relativ bedeutend weniger voluminös als das der kleineren Tenthrediniden, macht

aber doch diesen gegenüber schon äußerlich den Eindruck einer weitgehenderen Differenzierung (Fig. 2, Taf. 18). Am Protocerebrum, an dem die Medianfurche (le sillon cérébral médian) bereits ausgeprägter ist, sind dorsal zu beiden Seiten der Mittellinie zwei deutliche Anschwellungen bemerkbar, die durch die pilzhutförmigen Körper bedingt sind. Auf der vorderen ventralen Fläche fallen durch ihre relative Mächtigkeit die Lobi olfactorii auf, die mit ihrer Spitze, aus der der Antennennerv *(N.a)* austritt, etwas lateralwärts gerichtet sind. Die seitlich etwas nach abwärts ziehenden Lobi optici *(L.opt)* scheinen dagegen, verglichen mit denen der Tenthrediniden, nicht sonderlich entwickelt zu sein.

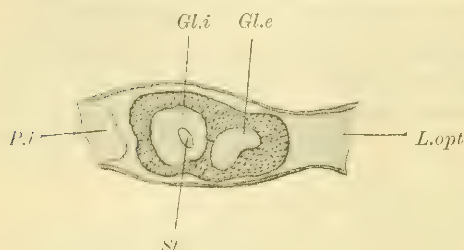
Die pilzhutförmigen Körper.

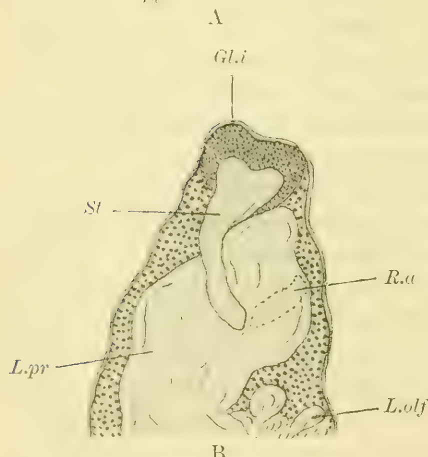
Die Globuli, dem Gehirn dorsal und wenig kaudalwärts aufsitzend, sind auch bei den Uroceriden noch nicht völlig voneinander getrennt. Doch nicht nur auf Horizontalschnitten (Textfigur 6 A), sondern auch bereits auf Frontalschnitten sehen wir eine deutliche Einziehung zwischen den beiden Fasermassen (Fig. 14 *Sp*, Taf. 19). Diese Spaltfurche ist jedoch in ihrem ganzen Verlaufe nicht deutlich zu erkennen. Wenn wir sie am Horizontalschnitt (Textfig. 6 A) konstruieren würden, würde sie auch hier schräg von hinten medial nach vorn lateral verlaufen, so daß der innere Globulus etwas vor dem äußeren liegt. Die beiderseitigen inneren Globuli berühren sich in der Medianlinie nicht, so daß die dazwischen liegenden Zellen der Pars intercerebralis (Fig. 14 *P.i*, Taf. 19) sich ausgiebig entfalten können; auch lateral dehnen sich die Globuli nicht über die Protocerebralloben auf den Lobus opticus hin aus, so daß die nach außen von ihnen liegenden, schon bei den Tenthrediniden erwähnten großen protoplasmareichen Ganglienzellen von der dorsalen Fläche der Protocerebralloben (Fig. 14 *L.pr*, Taf. 19) bis zu dem dorsalen Neurilemm des Gehirns reichen.

Die sich aus den Ganglienzellen sammelnden Fasermassen haben, wie bei den Cynipiden, nicht mehr die einfache Form kolbenförmiger Auftreibungen, sondern bilden, dorsoventral gewissermaßen breitgedrückt, Platten von im Horizontalschnitt kreisrunder Gestalt (Textfig. 6 A *Gl.i*). Diese weisen in der Mitte eine leichte Vertiefung auf (Textfig. 6 B, Fig. 14), welche der Austrittsstelle der Stiele entspricht, die im Querschnitt eine elliptische bis kreisrunde Gestalt besitzen und deren längsverlaufende Fasern

von den tangential und radial ziehenden der übrigen Markmasse deutlich abgegrenzt sind (Textfig. 6 A *St*). Wir könnten diese Form der Markmasse am besten mit einer flach gehöhlten Schale vergleichen und in diesem Sinne von einem „Schalentypus" der pilzhutförmigen Körper bei den Uroceriden und Cynipiden im Gegensatz zu dem keulenförmigen Typus der Tenthrediniden sprechen.

Nachdem sich je zwei Stiele nebeneinander gelegt haben, ziehen sie zunächst wenig kaudalwärts, um sich dann, nachdem sie auf der hinteren oberen Fläche in die Protocerebralloben eingedrungen sind (Textfig. 6 B *St*), nach vorn ventral- und medianwärts zu begeben, indem sie dabei einen Bogen beschreiben, dessen Konkavität nach vorn und innen gerichtet ist. Ungefähr an der tiefsten Stelle dieses Bogens beim Uebergang in einen mehr horizontalen Verlauf findet die beschriebene Kreuzung und Trennung in die innere und vordere Wurzel statt. Die vordere Wurzel verläuft wieder ansteigend (Textfig. 6 B *R.a*) und ganz wenig nach seitwärts von der Mittellinie abbiegend (Fig. 15 *R.a*, Taf. 19) nach vorn, um hier schwach aufgetrieben unter der Zellrinde der Frontalfläche des Gehirns zu endigen. Die innere Wurzel (Fig. 14 *R.i*, Taf. 19) hält sich nach der Kreuzung etwa auf derselben Höhe, zieht jedoch wieder etwas nach rückwärts und trifft sich mit der gegenüberliegenden unterhalb des Zentralkörpers (Fig. 14 *CK*, Taf. 19).





Textfig. 6. Ein Horizontalschnitt (A) und ein Sagittalschnitt (B) durch das Gehirn von Sirex gigas ♀. Bei Figur A ist nur die rechte Hälfte des Gehirns gezeichnet.

L.opt Lobus opticus, *St* Stiel, *R.a* vordere Wurzel. Die übrigen Bezeichnungen siehe Textfig. 5. Vergr. 1:80.

Also auch bei den Uroceriden hat noch keine vollständige Trennung der Ganglienzellen der beiden Globuli stattgefunden,

jedoch tritt bereits auf Frontalschnitten eine deutliche Einziehung zwischen beiden auf. Ferner sehen wir, daß bei den Cynipiden und Uroceriden eine Weiterbildung in der Gestalt der Fasermassen durch Uebergang des keulenförmigen Typus in den Schalentypus zu konstatieren ist, daß ferner bei den Cynipiden die Globuli sich lateralwärts so weit ausgedehnt haben, daß sie über die Protocerebralloben auf den Lobus opticus hinübergreifen, während im übrigen die Stiele und Wurzeln bei allen drei bis jetzt besprochenen Gattungen ähnlich verlaufen.

Lobus opticus.

Die subretinale Nervenbündelschicht (Figg. 14, 15 *S.Nbs*, Taf. 19) zeigt eine sehr regelmäßige Anordnung. Die einzelnen Faserbündel sind schlank und von ziemlicher Länge, insbesondere die kaudalwärts gelegenen (Fig. 15, Taf. 19), die infolge der Stellung der Retina, die mit ihrer konkaven Sehfläche schräg nach vorn und lateral schaut, eine größere Entfernung bis zur äußeren Markmasse *(M.m.e)* zu überbrücken haben als die vorderen.

An dieser äußeren Markmasse sind dieselben Schichten zu unterscheiden wie bei den Tenthrediniden, doch gewinnt hier die innere Fibrillenschicht und die dazugehörige Schicht von Zellen an Bedeutung, besonders die letztere durch die große Anzahl von Zellen und ihre sehr scharf begrenzte Verteilung, so daß man wohl mit Recht eine vierfache Schichtung annehmen kann, die an Frontalschnitten (Fig. 14, Taf. 19) besonders deutlich ist: Die äußere Ganglienzellenschicht (Fig. 14 und 15a, Taf. 19) die Spindelschicht (b), die innere Ganglienzellschicht (c) und die innere Faserschicht (d), an der sich wieder die drei bei den Tenthrediniden angeführten Schichten unterscheiden lassen.

Auf die gleichfalls nur auf Sagittal- und Horizontalschnitten gut erkennbare äußere Kreuzung *(Ch.e)*, die nichts besonders Beachtenswertes zeigt, folgt die mittlere Markmasse. Sie besitzt auf Frontalschnitten (Fig. 14 *M.m.m*, Taf. 19) die bekannte Gestalt der konkav-konvexen Linse, auf Horizontalschnitten erscheint sie jedoch fast plan-konvex und läßt in ihrer Struktur besonders die radiäre Streifung sehr deutlich hervortreten. Auch bei der inneren Markmasse *(M.m.i)*, die hier auf Frontalschnitten kreisförmig, auf Horizontalschnitten mehr elliptisch aussieht, ist diese Radiärstreifung sehr deutlich wahrzunehmen.

Bei der Vergleichung des Lobus opticus der Uroceriden mit dem der Tenthrediniden und Cynipiden ergeben sich einige be-

merkenswerte Unterschiede. Der Lobus opticus der Uroceriden ist absolut und relativ sehr viel weniger voluminös, doch scheint diese Reduktion weniger auf Kosten der Markmassen, als vielmehr der sie verbindenden Faserkreuzungen erfolgt zu sein, was besonders an der mittleren Kreuzung (Fig. 14 *Ch.m*, Taf. 19) auffällig ist (wenngleich dieser Umstand zum Teil auf die gleich zu besprechende Drehung der Markmassen zurückzuführen ist). Der ganze Lobus opticus macht den Eindruck einer größeren Konzentration, und dadurch wird vielleicht das Abrücken der äußeren Markmasse von der Retina und damit die relativ große Länge der subretinalen Nervenbündelfasern erklärlich.

Eine Bedingung für diese Konzentration der Markmassen ist zweifellos in der geringen Dicke des Gehirns zu sehen. Infolge des geringen postero-anterioren Durchmessers ist es nicht mehr möglich, daß die Markmassen mit ihrem größten Durchmesser senkrecht zur Frontalebene stehen (Fig. 15, Taf. 19), wie dies noch annähernd bei Allanthus scrophulariae (Fig. 11, Taf. 19) der Fall ist. Die äußere Markmasse (Fig. 14 *M.m.e*) ahmt in der Frontalebene die Form der Retina nach, in der Horizontalebene dagegen (Fig. 15, Taf. 19) ist sie von vorn nach hinten komprimiert, so daß die Krümmung bedeutend stärker ist als bei den Blattwespen, und der durch die Knickung gebildete medialwärts gerichtete Winkel kleiner ist als ein rechter, während er bei den Tenthrediniden (Fig. 11, Taf. 19) größer ist und sich einem flachen nähert.

Die mittlere Medullarmasse (Fig. 15 *M.m.m*, Taf. 19) hat eine Drehung durchgemacht, so daß die äußere radiär gestreifte Zone mit ihrer konvexen Oberfläche nicht mehr lateral, sondern fast frontal gerichtet ist, während die plane Fläche dementsprechend nach hinten medial sieht.

In entgegengesetztem Sinne ist die Stellung der inneren Markmasse verändert worden. Bereits bei den Tenthrediniden steht auf Horizontalschnitten (Fig. 11 *M.m.i*, Taf. 19) der größte Durchmesser dieser Markmasse nicht genau senkrecht auf der Längsachse des Gehirns, sondern verläuft etwas von vorn lateral nach hinten medial; dieser Durchmesser hat sich bei Sirex soweit gedreht, daß seine Richtung in die Frontalebene fällt (Fig. 15, Taf. 19), so daß die radiär gestreifte Zone nicht mehr lateralwärts, sondern direkt nach hinten sieht, während die andere, bei den Blattwespen mehr plane, hier konvexe Oberfläche direkt frontalwärts gerichtet ist. Infolge dieser Drehungen treten die Fasern

der mittleren Kreuzung (Fig. 15 *Ch.m*, Taf. 19) auf der hinteren Fläche in die innere Medullarmasse ein, während die Fasern der inneren Kreuzung *(Ch.i)* in der Hauptsache nicht mehr aus der medialen Fläche, sondern aus dem inneren Rande der Linse austreten; aus demselben Grunde verläßt auch der Fasciculus inferoanterior (auf Fig. 15, Taf. 19 nicht getroffen) die innere Markmasse in ihrem unteren Teile auf der medialen Hälfte der konvexen Vorderfläche, hat sich also im Vergleich zu den Verhältnissen bei den Tenthrediniden wesentlich verschoben.

Der Lobus olfactorius

der Uroceriden ist besser ausgebildet als bei den Tenthrediniden; nicht nur sein größeres Volumen, sondern auch die reichlich vorhandenen Glomerula olfactoria lassen auf ein gutes Geruchsvermögen schließen.

Der Zentralkörper (Fig. 14 *CK*, Taf. 19)

ähnelt in seinem Bau und der Form noch dem der Blattwespen; Auch hier wird der untere Teil nicht ganz von dem oberen umgriffen, doch ist die Trennung bereits etwas schärfer durchgeführt; seine Form ist die einer plan-konvexen Linse.

In beidem, sowohl in der Entwickelung des Lobus olfactorius als des Zentralkörpers scheinen wieder die Cynipiden ihrerseits den beiden anderen Formen überlegen zu sein.

D. Ichneumoniden.

Untersucht wurden:

Ichneumon obsessor,
Exetastes fornicator,
Aphidius rosarum.

Das Gehirn der Ichneumoniden (Fig. 3, Taf. 18) zeigt sich von dem der bisher besprochenen Arten bereits bei äußerer Betrachtung wesentlich verschieden. Der mediane Einschnitt auf der Dorsalfläche des Cerebrums ist kräftig ausgeprägt, und zu beiden Seiten desselben zeigen sich Vorwölbungen der Hirnsubstanz, die pilzhutförmigen Körper, die auf eine gute Entwickelung der Globuli schließen lassen. Der Lobus olfactorius *(L.olf)* zeichnet sich gleichfalls durch seine Größe aus, während der Lobus opticus *(L.opt)* relativ weniger gut ausgebildet erscheint als bei den Tenthrediniden und Uroceriden, wenigstens was seine Längenausdehnung

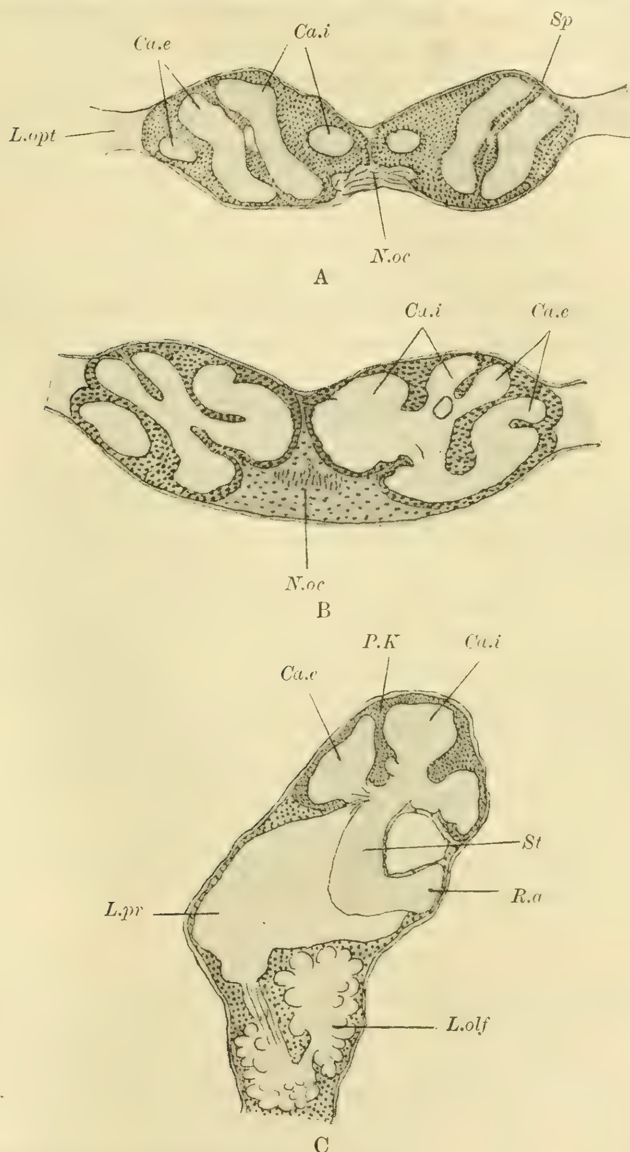
anbetrifft. Bei Durchfärbung mit Boraxkarmin und nachfolgender Aufhellung lassen sich die Markmassen in ihren Umrissen und Lageverhältnissen bereits am Totalpräparat unterscheiden. So sieht man am Lobus olfactorius (Fig. 3 *L.olf*, Taf. 18) den zentralen Markteil und am Lobus opticus auf die periphere Retina *(Ret.)* folgend die äußere Medullarmasse *(M.m.e)*, die mittlere *(M.m.m)* und innere Medullarmasse *(M.m.i)*, sowie deren Verbindung mit den Protocerebralloben *(L.pr)*. An den pilzhutförmigen Körpern erkennt man ferner, daß die Marksubstanz der Globuli die Form von becherähnlichen Gebilden angenommen hat, und daß der innere dieser Becher (Calyx internus, *Ca.i*) vor dem äußeren *(Ca.e)* liegt. Zu beiden Seiten der Mittellinie zeichnen sich die Konturen der vorderen Wurzeln *(R.a)* ab, die hier, im Querschnitt annähernd kreisrund, an der Vorderfläche des Gehirns endigen.

Die pilzhutförmigen Körper.

Flögel (26) gibt für eine Cryptusart an, daß die seitlichen Becher viel weiter nach hinten gerückt seien als das innere Paar; auch bei Ichneumon obsessor könnte man vordere innere und hintere äußere Becher unterscheiden (Textfig. 7 A und B, *Ca.i*, *Ca.e*), dementsprechend die Höhlung des inneren nach vorn medial, die des äußeren nach hinten lateral blickt. Die Wandungen derselben sind, wenigstens in ihren dorsalen Partieen, vollständig voneinander getrennt und mit ihnen die zugehörigen Zellhaufen, so daß hier zum ersten Male eine vollständige Spaltfurche (Textfig. 7 A und B, *Sp*) vorhanden ist, die in diesem Falle, entsprechend der Anordnung der Calices, von vorn lateral nach hinten medial verläuft, und zwar ist dieser Verlauf noch schräger in den ventraleren Partieen (Textfig. 7 B), so daß der Winkel, in dem sich kaudalwärts vom Gehirn die Verlängerungen der Spaltfurchen schneiden würden, allmählich von einem spitzen auf 90° und darüber wächst. — Die Ganglienzellen der beiderseitigen pilzhutförmigen Körper, bei Tenthrediniden, Cynipiden und Uroceriden noch weit voneinander getrennt, berühren sich bei den Ichneumoniden oberhalb der Ganglienzellen der Pars intercerebralis (Fig. 16 *P.i*, Taf. 19) fast in der Mittellinie.

Die Wandungen der Markmassen der Globuli, die mächtig entwickelt sind, weisen nicht überall die gleiche Stärke auf, insbesondere sind Aufwulstungen am oberen Rande vorhanden (Fig. 16, Textfig. 7 C), und zwar meist nach der der Höhlung der Becher

abgewandten Seite hin, so daß diese dadurch eine Gestalt erhalten, die man einem Kelche vergleichen könnte. Die Höhlungen



Textfig. 7. Zwei Horizontalschnitte (A und B) und ein Sagittalschnitt (C) durch das Gehirn von Ichneumon obsessor ♀.

Ca.i innerer Kelch, *Ca.e* äußerer Kelch, *P.K* pilzhutförmiger Körper, *N.oc* Ocellarnerven, *L.opt* Lobus opticus, *L.olf* Lobus olfactorius, *L.pr* Protocerebralloben, *R.a* vordere Wurzel, *St* Stiel. Vergr. 1 : 75.

dieser Kelche, die im Verhältnis zu den massigen Wandungen nur klein sind, werden von den bekannten kleinen Ganglienzellen angefüllt, die jedoch auch die Außenseite bis zum Beginne der Stiele bekleiden. Dabei berühren sie sich, wie bereits erwähnt, nicht in der Mittellinie mit denen der Gegenseite, so daß die Zellen der Pars intercerebralis die Dorsalfläche des Gehirns noch erreichen können. Auch lateralwärts haben sich die pilzhutförmigen Körper ausgedehnt und die Protocerebralloben (Fig. 16 *L.pr*, Taf. 19) überwachsen bis zu deren Ende und dem Beginn der inneren Medullarmasse des Lobus opticus *(M.m.i)*, so daß die protoplasmareichen Ganglienzellen, die bei den früher besprochenen Arten in einer Horizontalebene mit denen der Globuli und des Lobus opticus lagen, an dieser Stelle das Neurilemm der Dorsalfläche nicht mehr oder nur vereinzelt berühren, sondern in dem Winkel liegen, den der Stiel seitlich mit den Protocerebralloben bildet.

Die benachbarten Wände je zweier Becher sind durch ein sehr kräftiges Fasersystem verbunden (Fig. 16 *K*, Taf. 19), das zwar auch bei anderen Hymenopteren vorhanden ist, mir aber bei den Ichneumoniden besonders stark entwickelt zu sein scheint.

Da die pilzhutförmigen Körper den Protocerebralloben direkt dorsal aufsitzen, ziehen die aus den Kelchen austretenden Stiele als voluminöses Faserbündel, das auch in seinem weiteren Verlauf nicht an Umfang abnimmt, nahezu in der Vertikalebene nach unten (Textfig. 7 C *St*) und medial. Beim Uebergang in den mehr wagerechten Verlauf findet die Kreuzung statt (Fig. 16 *Kr*, Taf. 19). Die vordere Wurzel geht ungefähr senkrecht vom Stiele ab und direkt horizontal nach vorn mit kurzer Endanschwellung (Textfigur 7 C, Fig. 17 *R.a*, Taf. 20), die innere verläuft horizontal etwas rückwärts zur Mittellinie (Fig. 16 u. 17 *R.i*).

Lobus opticus.

Auch für die Ichneumoniden ist die Lage der Markmassen zueinander typisch und weicht von den besprochenen Modis ab.

Die innere Markmasse, im Frontalschnitte kreisförmig (Fig. 16 *M.m.i*, Taf. 19), im Horizontalschnitt mehr oval (Fig. 17, Taf. 20) ist weniger um ihre Vertikalachse gedreht als bei den Holzwespen; immerhin doch so viel, daß der größte Teil der Radiärstreifung kaudalwärts gerichtet ist.

Die mittlere Markmasse (Fig. 17 *M.m.m*, Taf. 20) sieht mit der Konvexität fronto-lateral, mit der Konkavität medio-kaudal.

Ihre Gestalt ist im Frontalschnitt bohnenförmig, im Horizontalschnitt jedoch nimmt ihr Durchmesser nach der medialen Seite zu beständig ab. Die Markmasse ist sehr wenig voluminös; sie hat sich, der in der Frontalebene sehr wenig ausgedehnten Retina (Fig. 17 *Ret*, Taf. 20) folgend, gedreht, so daß ihre konvexe Oberfläche frontal und lateral gerichtet ist, und auf diese Weise der ganze Lobus opticus einen schwachen Bogen nach vorn beschreibt.

Lobus olfactorius.

Daß die Schlupfwespen sich im Verkehr mit der Außenwelt ihres Geruchsvermögens in erster Linie bedienen, wird jeder ohne weiteres vermuten, der einmal das ruhelose, nie aussetzende Spiel ihrer Antennen beobachtet hat. Ich fand in der Tat den Lobus olfactorius bei den Ichneumoniden so hoch entwickelt wie bei keiner anderen von mir untersuchten Hymenopterenart, sowohl in bezug auf Größe wie Struktur. Die Glomerula olfactoria sind zwar nicht sehr groß (Fig. 16, Taf. 19), aber ganz außerordentlich zahlreich, in 2—3 Reihen hintereinander nach der Peripherie zu angeordnet.

Der verhältnismäßig sehr voluminöse

Zentralkörper

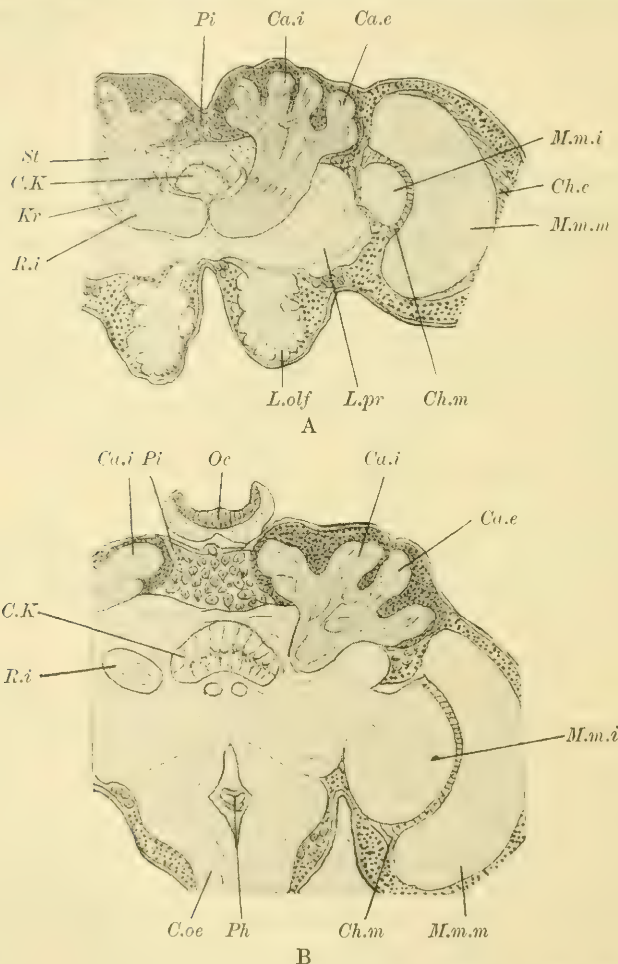
(Fig. 16 *CK*, Taf. 19) hat, wie bei den Cynipiden, auf dem Frontalschnitt eine halbkreisförmige Gestalt, und zwar greift die obere Kuppe vollständig über den unteren Teil herüber.

Diese Verhältnisse, hauptsächlich an Ichneumon obsessor studiert, werden in Uebereinstimmung mit der sehr ähnlichen Lebensweise und Entwickelung der Instinkte im Prinzip wohl bei allen Ichneumoniden dieselben sein; ich fand sie übereinstimmend bei Exetastes fornicator (Textfig. 8 A). Ob jedoch nicht kleine Verschiedenheiten der Maße vorkommen, in bezug auf die Größe der pilzhutförmigen Körper, ihre Entfernung von der Medianlinie usw., kann ich nicht entscheiden, da hierzu das Bearbeiten eines weit umfassenderen Materials erforderlich wäre.

Solche kleinen Abweichungen scheinen z. B. bei den Braconiden vorhanden zu sein. Flögel gibt darüber an, daß er bei einer der Gattung Bracon angehörigen Species die äußeren Becher fast direkt hinter den inneren liegend gesehen habe, was ich aller-

dings für die von mir untersuchte Art Aphidius rosarum nicht bestätigen kann.

Bei dieser Braconide (Textfig. 8 B) stimmen der Lobus opticus und Lobus olfactorius in ihrem Bau durchaus mit den echten Ichneumoniden überein. (Vergrößerung von Textfig. 8 A ist übrigens 1:52, von 8 B 1:140). Die Becher sind gleichfalls nach dem charakteristischen



Textfig. 8. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Exetastes fornicator ♀ (A) und Aphidius rosarum ♀ (B).

P.i Pars intercerebralis, *C.K* Zentralkörper, *R.i* innere Wurzel, *Kr* Kreuzung der Stiele, *Oc* Ocellum, *C.oe* Schlundkommissur, *Ph* Pharynx, *Ch.e* äußere, *Ch.m* mittlere Kreuzung, *M.m.m* mittlere, *M.m.i* innere Markmasse des Lobus opticus. Uebrige Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. A Vergr. 1:52; B Vergr. 1:140.

Kelchtypus gebaut und bleiben in ihrer relativen Entwickelung scheinbar nicht hinter denen der echten Schlupfwespen zurück; allerdings reichen sie gleichfalls lateral über den Lobus opticus herüber, berühren sich jedoch in der Mittellinie bei weitem nicht. (Der abgebildete Schnitt ist zwar nicht genau frontal, sondern von vorn oben nach hinten unten geführt, so daß er nicht ohne weiteres mit den übrigen Abbildungen verglichen werden kann; doch erhält der oben erwähnte Befund durch die übrigen Schnitte der Serie seine Bestätigung.) Die Stiele scheinen verhältnismäßig weniger voluminös als bei den Ichneumoniden.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß das Gehirn der Ichneumoniden wesentlich höher differenziert ist als bei den früher besprochenen Arten. Die Spaltfurche der pilzhutförmigen Körper ist zum ersten Male in ihrem ganzen Verlaufe deutlich erkennbar und zieht im Gegensatz zu den Cynipiden in derselben Richtung wie bei Tenthrediniden und Uroceriden, allerdings bedeutend schräger, von hinten medial nach vorn lateral. Die Ränder der schalenförmigen Markmassen der Globuli sind ausgewachsen und bilden durch den Höhlungen der Calices abgewandte Auftreibungen eine kelchähnliche Form, indem sie sich dabei gleichzeitig nach der Medianlinie zu als auch seitlich über den Lobus opticus hinaus wesentlich ausgedehnt haben. Auch der Lobus olfactorius zeichnet sich durch qualitative und quantitative Entwickelung aus. — Die Drehungen der Markmassen, die man bei den Cynipiden nicht erkennen kann, die jedoch bei den Uroceriden klar hervortreten, finden sich auch bei den Ichneumoniden; außerdem ist hier die mittlere Markmasse in der Frontalebene entsprechend der Lage der Retina noch vor die innere verschoben.

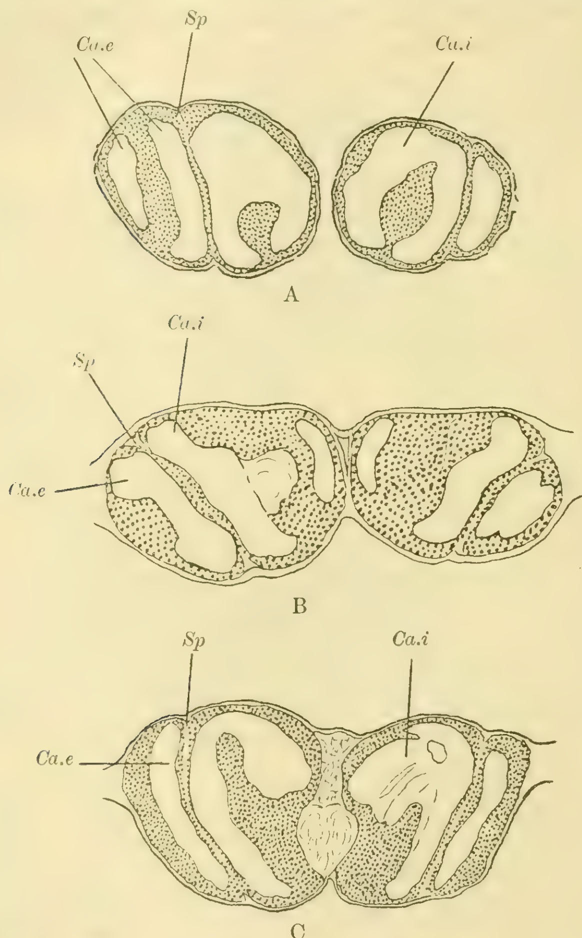
Das Gehirn der Ichneumoniden kann daher im wesentlichen als eine Weiterentwickelung des Typus betrachtet werden, wie ihn die Holzwespen zeigen, und besitzt zu diesen mehr Beziehungen, die auf eine nahe Verwandtschaft schließen lassen, als zu den Cynipiden, obgleich diese ihrerseits höher entwickelt erscheinen als die Uroceriden.

E. Fossorien und Apiden.

Die Gehirne der Fossorien, solitären und sozialen Apiden sind unter sich sehr ähnlich und nach einem Typus gebaut, der — im wesentlichen — mit dem für Apis mellifica bekannten über-

einstimmt. Ich werde also zunächst das für die genannten drei Gruppen Gemeinsame besprechen, um später auf die Verschiedenheiten und eventuellen sexuellen Differenzen einzugehen.

Bei Betrachtung in toto herauspräparierter Gehirne (Fig. 4, 5, Taf. 18) fällt den bisher besprochenen Gruppen gegenüber die



Textfig. 9. Drei Horizontalschnitte durch das Gehirn von Crabro cribrarius ♀ (A), Xylocopa violacea ♀ (B) und Anthophora vulpina ♀ (C).

Ca.e äußerer Becher, *Ca.i* innerer Becher, *Sp* Spaltfurche. Vergr. A 1:60; B und C 1:40.

kräftige Entwickelung der pilzhutförmigen Körper rechts und links der Medianlinie *(P.K)* auf, die an Boraxkarminpräparaten deutlich jederseits zwei eigentümlich geformte Markmassen er-

kennen lassen *(Ca)*, während sich die Enden der vorderen Wurzeln *(R.a)* auf der vorderen Fläche des Gehirns dicht unter der dorsalen Grenzlinie der Protocerebralloben *(L.pr)* als zwei annähernd kreisrunde leichte Vorwölbungen bemerkbar machen.

Auch der Lobus opticus *(L.opt)* ist gut ausgebildet, insbesondere bei höheren Formen (Fig. 5, Taf. 18, Anthophora vulpina), wogegen die Lobi olfactorii *(L.olf)* durchweg kleiner sind als bei den Ichneumoniden, zum mindesten ebenso groß wie bei den Uroceriden, absolut und relativ größer gegenüber den Cynipiden und Tenthrediniden.

Die jederseits paarigen Globuli sind voneinander stets scharf getrennt durch die Spaltfurche (Textfig. 9 *Sp*), die niemals von hinten lateral nach vorn medial verläuft (Cynipiden), sondern in den meisten Fällen wie bei den übrigen Hymenopteren von hinten medial nach vorn lateral, zum Teil ziemlich schräg (Xylocopa violacea, Textfig. 9 B), zum Teil weniger schräg (Crabro cribrarius, Anthophora vulpina, Textfig. 9 A und C), in seltenen, später zu besprechenden Fällen fast direkt gerade von hinten nach vorn, so daß dadurch eine Unterscheidung in zwei mediale (eventuell vordere) und zwei laterale (eventuell hintere) Globuli ermöglicht wird.

Die Ganglienzellen eines jeden Globulus haben eine weitere Differenzierung erfahren; man kann an Frontalschnitten (Fig. 19 und folgende) zwei laterale Gruppen erkennen, die sich von der medialen durch schwächere Färbbarkeit unterscheiden, in Wirklichkeit aber nur eine einzige, die mittlere ringförmig umschließende Gruppe darstellen (Haller). Die mittleren Gruppen halte ich für identisch mit den von Bauer (3) bei der inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten beschriebenen „Bildungsherden“ der Ganglienzellen der pilzhutförmigen Körper, von denen aus in der postembryonalen Entwickelung also die übrigen Zellen der Globuli ihren Ursprung nehmen. Die Fortsätze der mittleren Zellgruppe sollen nach Jonescu die medialen, die der lateralen Gruppe die peripheren Teile der Stiele bilden, die Fibrillärsubstanz der Wandungen dagegen soll aus den Fortsätzen der sie bekleidenden, beim erwachsenen Tier auf der Außenseite liegenden Zellen hervorgehen.

Die Fibrillärsubstanz der Globuli besitzt die für die Apiden charakteristische Form eines Bechers (Calyx, Newton), dessen Wandungen Aufwulstungen und Verdickungen, besonders am oberen Rande, aufweisen können, wodurch eine Oberflächenvergrößerung

erzielt wird. Entsprechend der Anordnung der zugehörigen Ganglienzellen und dem Verlauf der Spaltfurche unterscheidet man zwei äußere (hintere) (Fig. 19 ff. *Ca.e*, Taf. 20) und zwei innere (vordere) Becher *(Ca.i)*.

Vom Grunde jedes Bechers aus ziehen die Stiele zusammen nach abwärts *(St)*, bis etwa in der Höhe des Zentralkörpers die Kreuzung erfolgt (Fig. 19 *Kr*, Taf. 20) und von hier aus die vordere Wurzel (Fig. 18 *R.a*, Taf. 20) frontalwärts mit leichter Auftreibung, die innere (Fig. 19 ff. *R.i*, Taf. 20) medianwärts zieht bis zum Zusammentreffen mit der der Gegenseite unter dem Zentralkörper *(CK)*.

Der Lobus opticus

ist in der typischen Weise ausgebildet. Die mittlere (Fig. 18 *M.m.m*, Taf. 20) und innere Markmasse *(M.m.i)* zeigen auch bei den Apiden Drehungen, wie wir sie bei den Uroceriden und Ichneumoniden kennen gelernt haben, in verschieden starkem Maße, doch stets in dem Sinne, daß die mittlere Markmasse mit der Konkavität mehr nach vorn, die innere mehr nach hinten sieht.

Die Struktur des

Lobus olfactorius

ist dieselbe wie bei den Tenthrediniden; Unterschiede unter den einzelnen Gattungen fand ich nur in bezug auf Größe und Anzahl der Glomerula olfactoria.

Nun war bei der Vergleichung von im Prinzip so gleichartig gebauten Gehirnen von vornherein zu erwarten, daß Unterschiede sich in der Hauptsache in den Größenverhältnissen der einzelnen Teile des Gehirns zueinander zeigen würden, die aber schon beim Durchsehen der ganzen Schnittserien nicht immer leicht abzuschätzen, noch schwieriger aber an der Hand von Figuren zu erläutern sind, da das Vergleichen einzelner herausgegriffener Schnitte, die bei dem zum Teil spärlichen Material naturgemäß nicht immer genau gleich orientiert sind, leicht zu falschen Schlüssen führen kann. Ich habe deshalb, um möglichst objektiv vergleichbare Resultate zu erlangen, verschiedene Messungen am Gehirn ausgeführt. — Derartige Messungen nahm schon Dujardin (20) in geringem Umfange vor, indem er das Gehirn — mit Ausschluß eines Teiles der Lobi optici — als Rotationsellipsoid ansah, aus den drei Hauptachsen desselben das Volumen berechnete und mit

dem durch Wasserverdrängung gefundenen Volumen des gesamten Insektenkörpers verglich. Nach meiner Meinung kommt es jedoch mehr darauf an, das Größenverhältnis der einzelnen Partieen des Cerebrums unter sich, und hier in erster Linie das der pilzhutförmigen Körper, als der Hauptreflexzentren, zu den übrigen zu bestimmen. Von Volumbestimmungen habe ich — schon aus technischen Gründen — abgesehen, da ich glaube, auch mit linearen Maßen brauchbare Werte erlangen zu können.

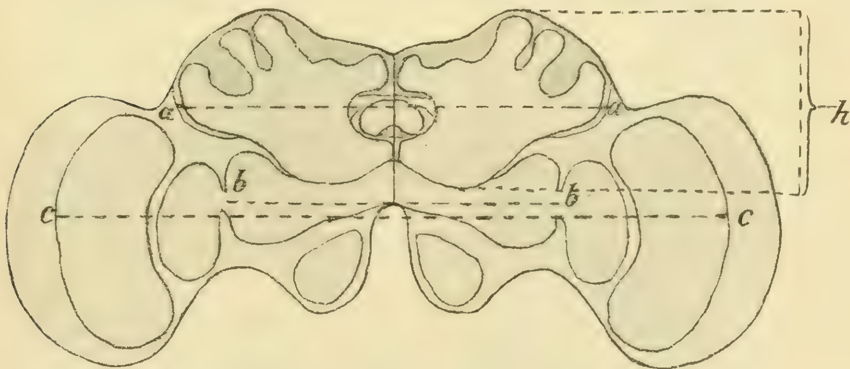
Als solche wurden verwandt (vergl. das Schema Textfig. 10):

1) die größte Breite der pilzhutförmigen Körper = a, auf dem Schema angedeutet durch die punktierte Linie a—a. Wenn die pilzhutförmigen Körper sich in der Mittellinie nicht berührten, wurde diese Größe bestimmt durch $2 \times \frac{a}{2}$;

2) die größte Breite der Protocerebralloben = b (Schema b—b);

3) der größte Abstand der mittleren Markmassen des Lobus opticus = c (Schema c—c);

4) die größte Höhe der pilzhutförmigen Körper = h (Schema h).



Textfig. 10. Schema für die verschiedenen Maße.
a—a = *a* größte Breite der pilzhutförmigen Körper, *b—b* = *b* größte Breite der Protocerebralloben, *c—c* = *c* größter Abstand der mittleren Markmassen des Lobus opticus, *h* größte Höhe der pilzhutförmigen Körper.

Die Maße a und h (größte Breite und Höhe der pilzhutförmigen Körper) gaben ein zu Vergleichen brauchbares Bild von der Konfiguration der pilzhutförmigen Körper.

Schwieriger war es, lineare Maße zu ermitteln, die einen annähernden Begriff von der Größe des übrigen Gehirns zu geben imstande sind und einen Vergleich mit der Ausdehnung der pilz-

hutförmigen Körper ermöglichen können. Die größte Breite der Lobi protocerebrales (b) würde allein nicht ausreichen, da bei manchen Männchen die Markmassen der Lobi optici relativ mächtig werden und das Verhältnis von Größe der pilzhutförmigen Körper zu der des übrigen Cerebrums nicht unwesentlich beeinflussen, weshalb ich noch den größten Abstand der mittleren Markmassen des Lobus opticus (c) zum Vergleich herangezogen habe. — Das Höhenmaß ist nur bei ungefähr gleich orientierten Schnitten verwendbar, die Maße 1—3 sind jedoch unabhängig davon, meist mit ziemlicher Genauigkeit zu bestimmen, doch empfiehlt sich auch bei ihnen wiederholtes Messen und Verwenden des arithmetischen Mittels.

Aus diesen vier absoluten Maßen ergeben sich dann die vier Verhältniszahlen („Indices"):

1) a/b = Breite der pilzhutförmigen Körper : Breite der Protocerebralloben.

2) a/c = Breite der pilzhutförmigen Körper : Abstand der mittleren Markmassen.

3) h/b = Höhe der pilzhutförmigen Körper : Breite der Protocerebralloben.

4) h/c = Höhe der pilzhutförmigen Körper : Abstand der mittleren Markmassen.

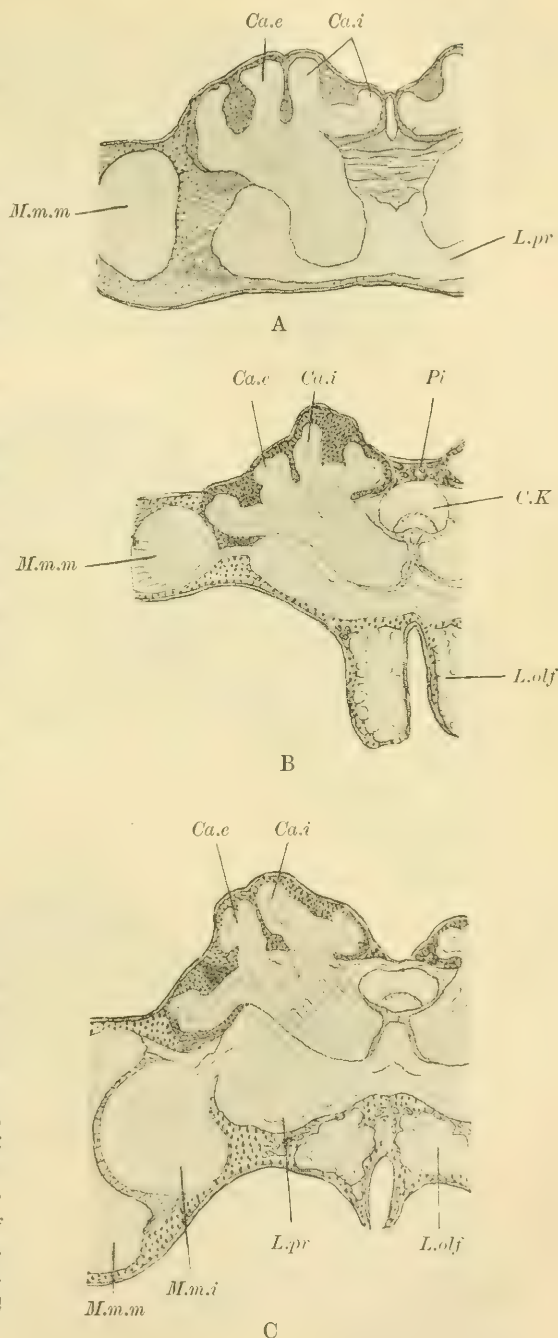
Diese Indices werden also immer größer werden, je mehr die pilzhutförmigen Körper die Protocerebralloben und die Markmassen des Lobus opticus überwachsen und je mehr sie an Höhe im Verhältnis zu den beiden übrigen Maßen zunehmen.

α) Fossorien und Archiapiden.

Von Fossorien habe ich nur Crabro cribrarius (Textfig. 11 A) und Cerceris labiata untersucht. Der abgebildete Schnitt ist etwas von hinten oben nach vorn unten geführt, so daß eine direkte Vergleichung mit Textfig. B und C erschwert wird. Dennoch genügt er, um zu zeigen, daß das Gehirn nach dem Apistypus gebaut ist. Die vier Becher *(Ca)* sind gut entwickelt und greifen lateral über den Lobus opticus herüber, ohne jedoch die mediale Markmasse *(M.m.m)* zu erreichen, wie dies bei Prosopis (B) der Fall ist; dagegen berühren sich die beiden inneren Globuli in der Medianlinie, nicht ganz jedoch bei Prosopis und Sphecodes.

Die beiden letztgenannten Arten scheinen in bezug auf die Entwicklung des Zentralnervensystems ungefähr auf gleicher Höhe zu stehen, wie auch aus der beigegebenen Tabelle I ersichtlich ist. Das Gehirn von Sphecodes ist zwar, absolut genommen, in den meisten Teilen größer (mit Ausnahme von c); aber die pilzhutförmigen Körper von Prosopis sind relativ so gut entwickelt, daß bei dieser Art zwei Indices (a/b, h/b), bei Sphecodes die beiden anderen überwiegen.

Männchen standen mir von den genannten Arten nicht zur Verfügung.



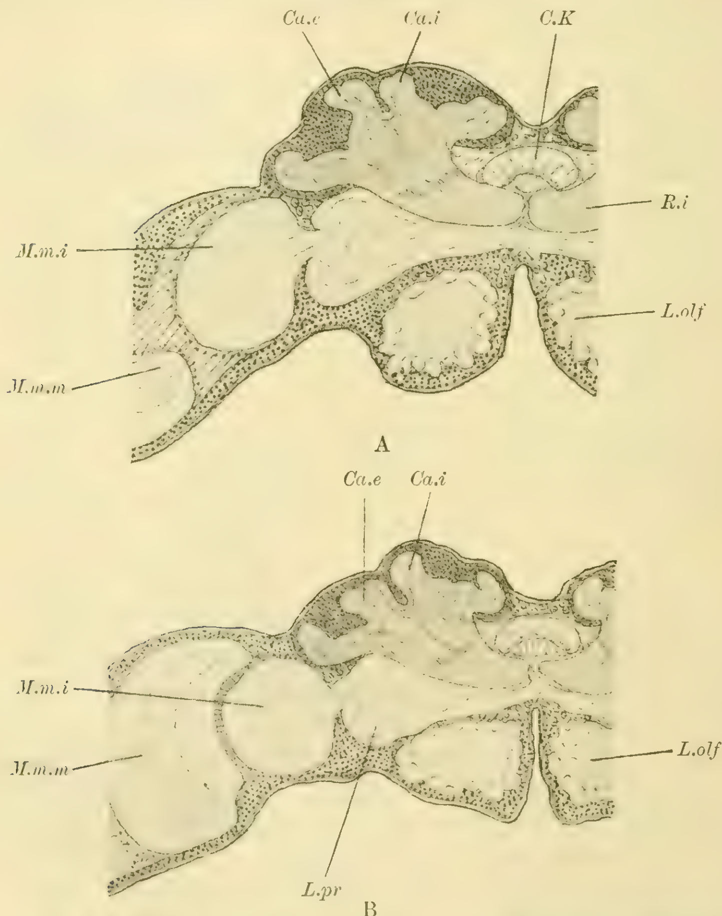
Textfig. 11. Drei Frontalschnitte durch das Gehirn von Crabro cribrarius (A), Prosopis variegata ♀ (B) und Sphecodes gibbus ♀ (C).

Ca.e äußerer Becher, *Ca.i* innerer Becher, *M.m.i* innere Markmasse, *M.m.m* mittlere Markmasse, *L.pr* Lobi protocerebrales, *L.olf* Lobus olfactorius, *C.K* Zentralkörper, *P.i* Pars intercerebralis. Vergr. A und C 1:60; B 1:75.

Tabelle I.

	a μ	b μ	c μ	h μ	a/b	a/c	h/b	h/c
Crabro cribrarius ♀	911,4	824,6	1649,2	390,6	1,10	0,552	0,473	0,256
Prosopis variegata ♀	694,4	607,6	2215,2	303,8	1,14	0,313	0,500	0,137
Sphecodes gibbus ♀	889,7	868,0	1822,8	379,75	1,02	0,488	0,437	0,208

a = Größte Breite der pilzhutförmigen Körper (Schema Textfig. 10, Linie a—a).
b = Größte Breite der Lobi protocerebrales (Schema b—b).
c = Größter Abstand der mittl. Markmassen des Lobus opticus (Schema c—c).
h = Größte Breite der pilzhutförmigen Körper (Schema h).
Diese vier Maße sind in μ angegeben. Aus ihnen resultieren die unter a/b, a/c, h/b, h/c angegebenen Verhältniszahlen oder „Indices".



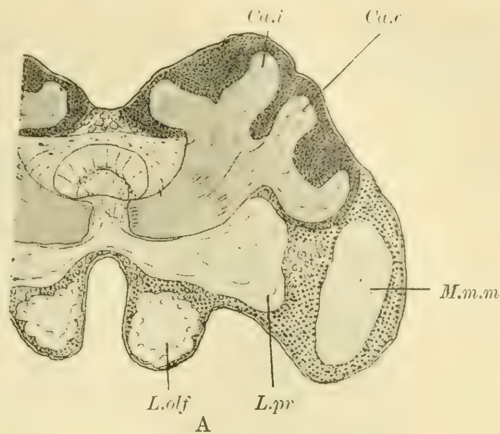
Textfig. 12. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Colletes cunnicularius ♀ (A) und ♂ (B).

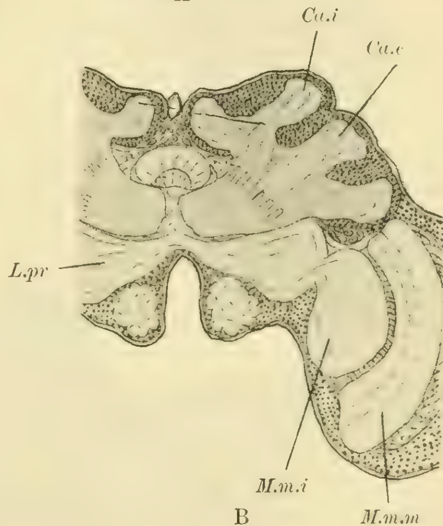
Ca.e äußerer Becher, *Ca.i* innerer Becher, *M.m.m* mittlere Markmasse, *M.m.i* innere Markmasse, *C.K* Zentralkörper, *L.olf* Lobus olfactorius, *L.pr* Lobus protocerebralis. Vergr. 1 : 52.

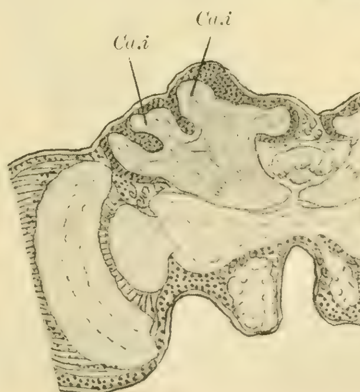
β) Gastrilegiden und Podilegiden.

Bei der weiteren Besprechung möchte ich zunächst auf die Gruppe von Arten näher eingehen, die FRIESE (30) in seiner Verwandtschaftstabelle von Prosopis ableitet, also Ceratina, Colletes, Xylocopa und die ganze Reihe der Bauchsammler. Zu der beifolgenden Tabelle II ist noch zu bemerken, daß die unter D a/b, D a/c usw. angeführten Zahlen die Differenz bedeuten, die für die betreffenden Indices zwischen Weibchen und Männchen besteht, und zwar bedeutet das positive Vorzeichen, daß sich das Weibchen im Vorteil, das negative, daß es sich im Nachteil gegenüber dem Männchen befindet.

Schon beim Vergleichen der Figuren fallen ohne weiteres Ver-

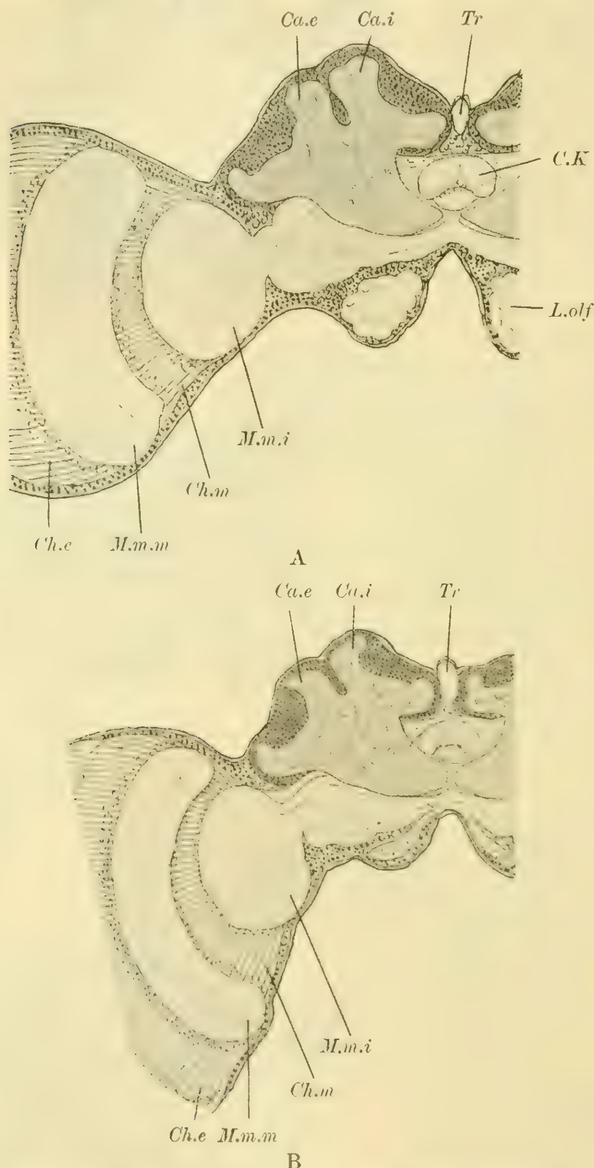






Textfig. 13. Drei Frontalschnitte durch das Gehirn von Ceratina cucurbitina ♀ (A), Eriades crenulatus ♀ (B) und ♂ (C).
Bezeichnungen wie bei Textfig. 12. C = leicht schematisiert. A = 1:80. B und C = 1:60.

schiedenheiten auf. Die pilzhutförmigen Körper sind noch niedrig bei Colletes (Fig. 19, Taf. 20; Textfig. 12) und die Stiele *(St)* wenig



Textfig. 14. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Xylocopa violacea ♀ (A) und ♂ (B).

Tr Trachee, *Ch.e* äußere Kreuzung, *Ch.m* mittlere Kreuzung. Die übrigen Bezeichnungen siehe Textfig. 12. 1:32.

voluminös, demgegenüber sich bei Ceratina cucurbitina (Textfig. 13 A) und Eriades crenulatus (Textfig. 13 B) bereits ein Fortschritt in der Richtung hin bemerkbar macht. Xylocopa violacea (Fig. 20, Taf. 20) fällt besonders auf durch die mächtige Entwickelung der Lobi optici, so daß die im übrigen gut entwickelten Becher sich nur bis über den medialen Teil der inneren Markmasse *(M.m.i)* erstrecken können.

Bei den folgenden Arten: Osmia cornuta (Fig. 21, Taf. 20), Chalicodoma muraria (Fig. 22, Taf. 20) und Megachile lagopoda (Fig. 23, Taf. 20) macht sich immer mehr die Tendenz der pilzhutförmigen Körper bemerkbar, nach oben und lateralwärts weiter zu wachsen, bis bei der höchst entwickelten Art dieser Reihe, Anthidium septemdentatum (Fig. 24, Taf. 20), der laterale Rand der Globuli die mittlere Markmasse *(M.m.m)* erreicht. Auch der Lobus opticus nimmt an Ausdehnung zu, wenn auch — mit Ausnahme von Xylocopa — nicht in demselben Verhältnis wie die pilzhutförmigen Körper, wie aus den Zahlen der Tabelle II erhellt. Aus diesen ergibt sich dann noch weiter, daß auch die Indices für zwei Arten derselben Gattung, Colletes cunnicularius ♀ und C. davicranus ♀, verschieden sein können, und daß sich auch sonst bei den niederen Formen keine vollständig einwandfreie Reihe würde aufstellen lassen, wogegen von Osmia cornuta ♀ ab alle vier Indices für die Weibchen in nahezu gleichmäßiger Reihe aufeinanderfolgend zunehmen.

Außer diesen Verschiedenheiten der Gattungen und Arten unter sich finden sich aber auch bereits sexuelle Dimorphismen, und zwar bei allen Arten, von denen Männchen zur Verfügung standen. Sie sind zwar bei niederen Arten nicht ohne weiteres zu erkennen, abgesehen von absoluten Größenunterschieden (Textfig. 13 B und C), aus den Messungen geht jedoch hervor, daß bei Colletes cunnicularius (Textfig. 12) die Weibchen in bezug auf relative Breite der pilzhutförmigen Körper die Männchen übertreffen, bei denen dagegen die Höhe eine größere ist, wogegen bei Colletes davicranus (Tabelle II) das Männchen, dessen Gehirn übrigens absolut größer ist als das des Weibchens, dieses zwar an Breite der pilzhutförmigen Körper übertrifft, an Höhe jedoch dahinter zurücksteht. Anders liegen wieder die Verhältnisse bei Xylocopa violacea (Textfig. 14 A, B), bei welcher der Lobus opticus des Weibchens mächtiger entwickelt ist als der des Männchens, weswegen die pilzhutförmigen Körper des Weibchens verglichen mit der Gesamtgröße des Gehirns (a/c, h/c) kleiner sind als die

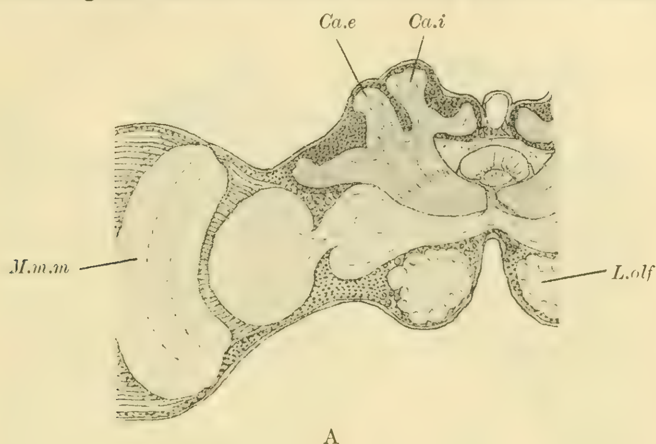
Tabelle II.

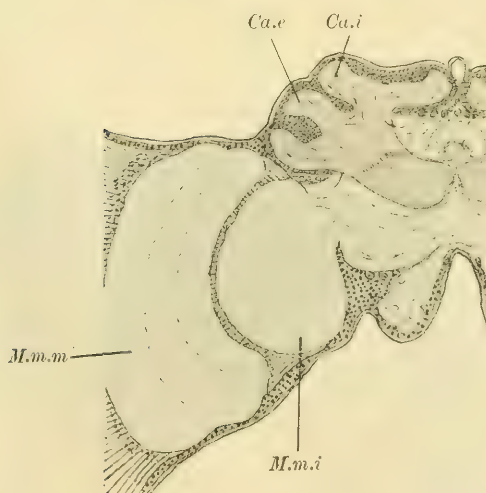
	a μ	b μ	c μ	h μ	a/b	a/c	h/b	h/c	D a/b	D a/c	D h/b	D h/c
Ceratina cucurbitina ♀	781,2	726,95	1215,2	347,2	1,07	0,642	0,477	0,285	.	.	.	.
Colletes cunnicularius ♀	1475,6	1302,0	2690,8	477,4	1,13	0,511	0,366	0,177	+ 0,01	+ 0,002	— 0,011	+ 0,005
„ „ ♂	1215,2	1085,0	2387,0	412,3	1,12	0,509	0,380	0,172				
„ daviceanus ♀	1128,4	954,8	1996,4	390,6	1,20	0,576	0,409	0,195	— 0,02	+ 0,002	+ 0,062	+ 0,031
„ „ ♂	1171,8	954,8	2039,8	336,35	1,22	0,574	0,347	0,164				
Xylocopa violacea ♀	1900,0	1625,0	3850,0	750,0	1,16	0,493	0,461	0,194	+ 0,04	— 0,028	+ 0,037	— 0,003
„ „ ♂	1605,8	1432,2	3081,4	607,6	1,12	0,521	0,424	0,197				
Eriades crenulatus ♀	998,2	770,35	1345,4	347,2	1,27	0,741	0,444	0,258	+ 0,02	.	— 0,009	.
„ „ ♂	868,0	694,4	.	314,65	1,25	.	0,453	.				
Osmia cornuta ♀	1453,9	1204,35	2734,2	564,2	1,20	0,531	0,468	0,206	0,00	+ 0,040	0,000	+ 0,016
„ „ ♂	1258,6	1041,6	2560,6	488,25	1,20	0,491	0,468	0,190				
Chalicodoma muraria ♀	1627,5	1367,1	2821,0	651,0	1,20	0,584	0,476	0,230	+ 0,10	.	+ 0,039	.
„ „ ♂	1150,1	1041,6	.	455,7	1,10	.	0,437	.				
Megachile lagopoda ♀	1432,2	1182,6	2387,0	629,3	1,21	0,600	0,532	0,263	+ 0,06	+ 0,124	+ 0,023	+ 0,053
„ „ ♂	1302,0	1128,4	2734,2	575,05	1,15	0,476	0,509	0,210				
Anthidium 7-dentatum ♀	1497,3	1204,35	2473,8	651,0	1,24	0,605	0,540	0,263	+ 0,12	+ 0,051	+ 0,040	+ 0,016
„ „ ♂	1215,2	1085,0	2191,7	542,5	1,12	0,554	0,500	0,247				

Die letzten vier, mit D a/b, D a/c, D h/b, D h/c bezeichneten Rubriken geben die Differenzen an, die zwischen den Indices von ♀ und ♂ bestehen, und zwar bedeutet das positive Vorzeichen, daß das ♀ im Vorteil, das negative, daß es dem ♂ gegenüber im Nachteil ist. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Tabelle I.

des Männchens, dagegen größer im Verhältnis zu den Protocerebralloben (a/b, h/b).

Für Eriades crenulatus (Textfig. 13 B, C) konnte ich den Vergleich nicht ganz durchführen, da die Lobi optici des Männchens

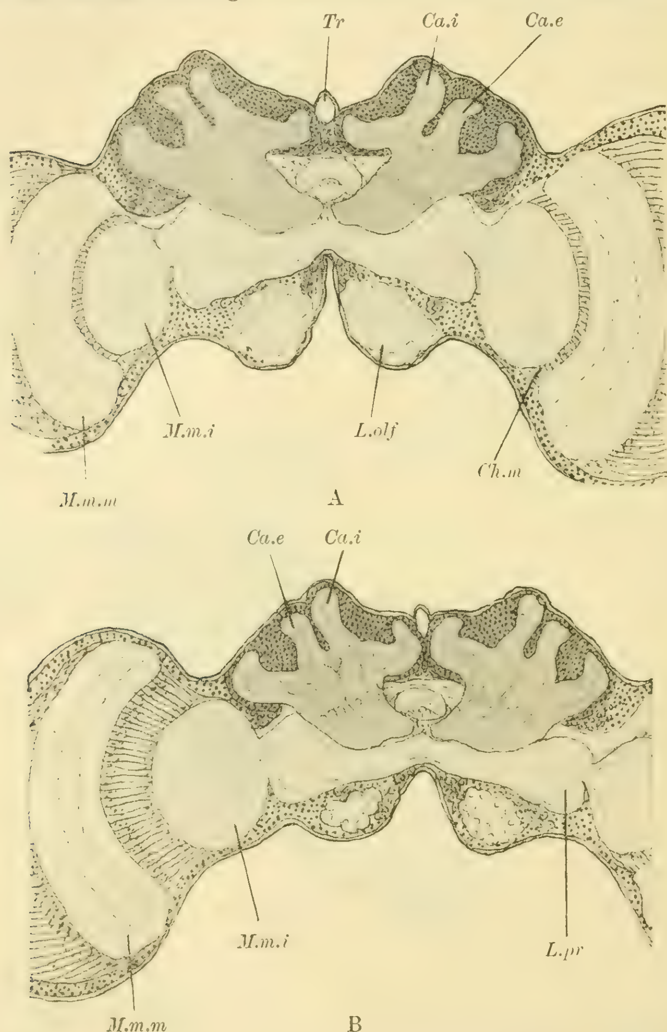




Textfig. 15. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Osmia cornuta ♀ (A) und ♂ (B).
Bezeichnungen wie Textfig. 12. 1 : 40.

beim Präparieren verstümmelt wurden, doch scheint hier das Männchen das Weibchen nur noch in dem Verhältnis h/b zu übertreffen.

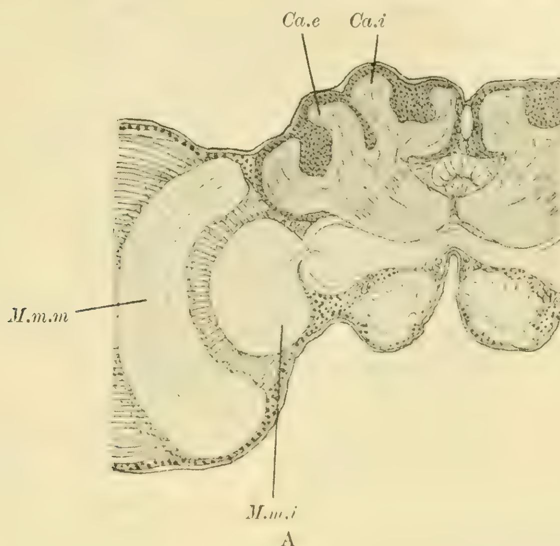
Von Osmia cornuta an (Textfig. 15 A u. B) ist nunmehr das Weibchen dem Männchen, bei dem im Gegensatz zu Xylocopa der Lobus opticus bei weitem größer ist als der des Weibchens, in allen vier Indices überlegen oder doch zum mindesten gleich.

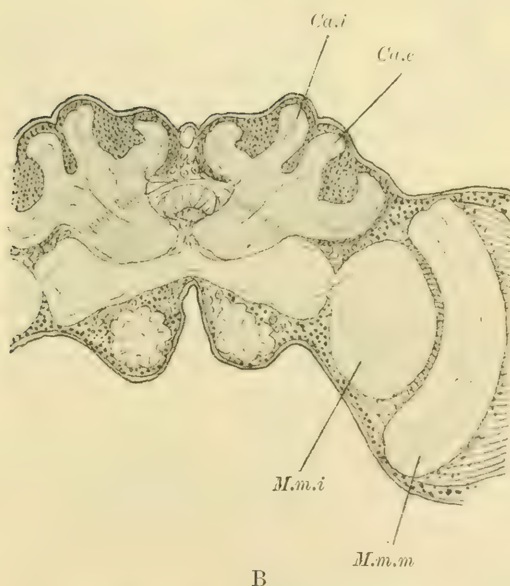


Textfig. 16. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Megachile lagopoda ♀ (A) und ♂ (B).
Bezeichnungen wie Textfig. 12. 1:40.

Diese beim Männchen bedeutendere Entfaltung des Lobus opticus und damit gleichzeitig geringere Breite und Höhe der

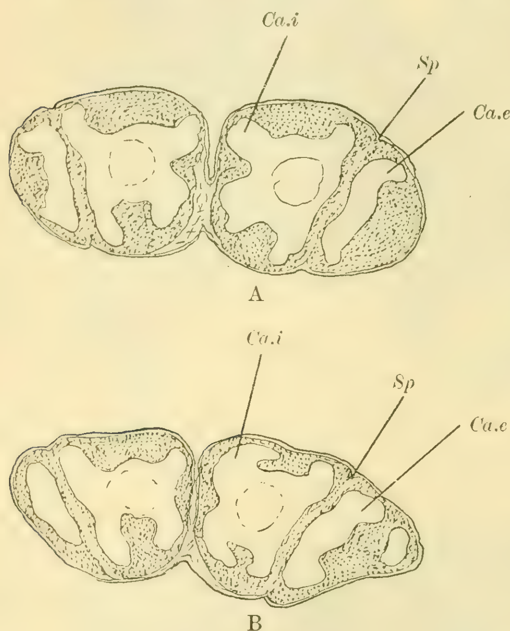
pilzhutförmigen Körper, die wahrscheinlich auch bei Chalicodoma muraria vorhanden, aber aus demselben Grunde wie bei Eriades nicht sicher nachweisbar war, ist noch deutlicher bei Megachile





Textfig. 17. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Anthidium septemdentatum ♀ (A) und ♂ (B).
Bezeichnungen wie Textfig. 12. 1 : 40.

lagopoda (Textfig. 16 A, B), wo das Weibchen dem Männchen insbesondere in bezug auf die Breite der pilzhutförmigen Körper überlegen ist, und bei Anthidium septemdentatum (Textfig. 17 A, B), welche die höchst entwickelte Form dieser Reihe darstellt. Bei dieser Gattung konnte auch festgestellt werden, daß der sexuelle Dimorphismus sich nicht nur in der Größe der Globuli und Becher, sondern auch in ihrer Anordnung bemerkbar macht, indem hier beim Männchen die Spaltfurche bedeutend schräger verläuft als beim Weibchen. (Anthidium oblongatum, Textfig. 18.)



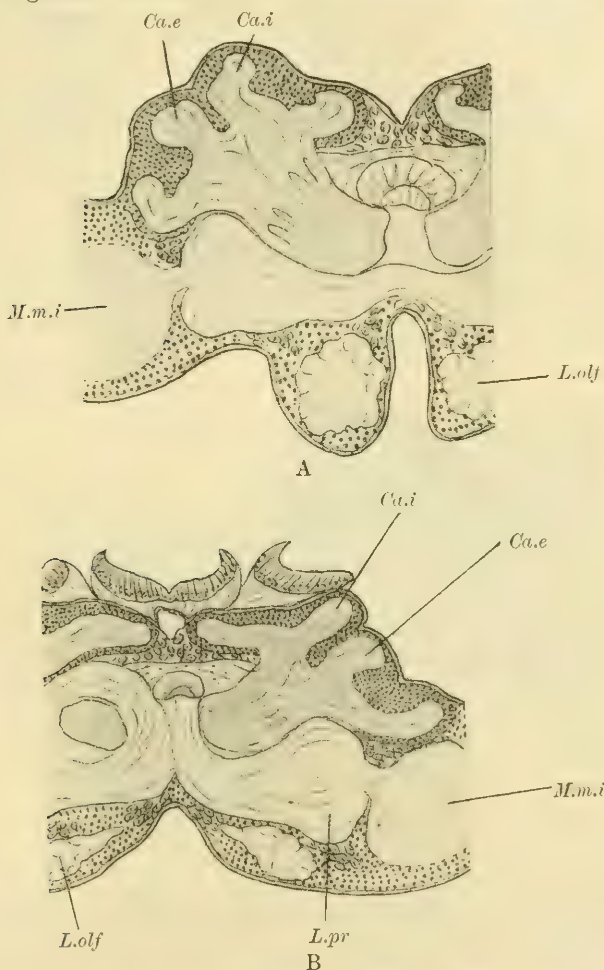
Textfig. 18. Zwei Horizontalschnitte durch das Gehirn von Anthidium oblongatum ♀ (A) und ♂ (B).
Sp Spaltfurche. 1 : 45.

Von Vertretern der zweiten Reihe, die Friese von Sphecodes ableitet und der die große Mehrzahl der Podilegiden angehört, stand mir nicht sehr zahlreiches Material zur Verfügung; dennoch, glaube ich, war es ausreichend, die hier vorkommenden Verhältnisse im Prinzip festzustellen.

Auch hier sind bereits bei den niederen Arten Unterschiede vorhanden, wie z. B. bei dem Vergleich von Schnitten durch das Gehirn von Andrena fulva (Fig. 25, Taf. 20) und Halictus quadristrigatus (Fig. 26, Taf. 20) auffällt. Bei ersterem zeigen die pilzhutförmigen Körper eine ansehnliche Höhe, reichen jedoch lateral nur bis etwa zur Mitte der inneren Markmasse *(M.m.i)* des gut entwickelten Lobus opticus, während sie bei Halictus, weniger hoch, mehr in die Breite ausgedehnt sind, was sich auch in den Maßen der Tabelle III bemerkbar macht.

Nomia diversipes (Textfig. 19 A) hingegen zeigt sich in der relativen Höhe der pilzhutförmigen Körper den genannten Arten

überlegen, während bei Systropha curvicornis (Textfig. 19 B) die Entwickelung hauptsächlich lateralwärts stattgefunden hat. (Das letzte Objekt war übrigens schlecht orientiert, und ich glaube, daß die Höhe größer ist, als ich sie unter diesen Umständen messen



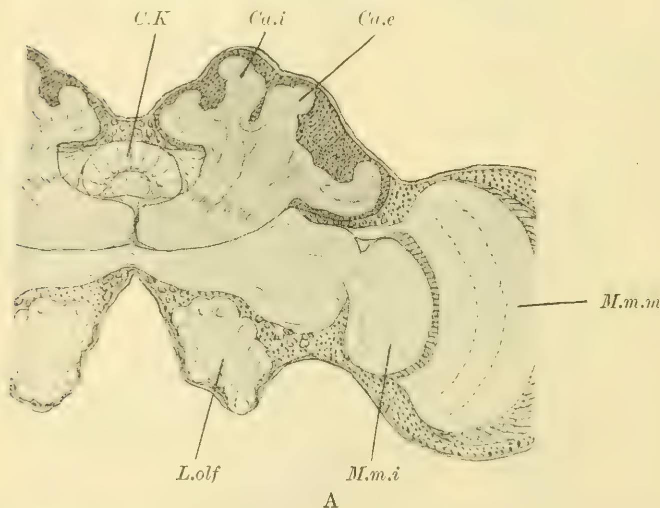
Textfig. 19. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Nomia diversipes ♀ (A) und Systropha curvicornis ♀ (B). Bezeichnungen wie Textfig. 12. 1 : 75.

konnte.) Auch unter Arten derselben Gattung zeigen sich Verschiedenheiten, ohne daß man allerdings die eine Art höher als die andere entwickelt nennen könnte, indem zum Beispiel bei Andrena albicans ♀, die eine relativ geringere Breite der pilz-

Tabelle

	a μ	b μ	c μ	h μ
Halictus 4-strigatus ♀	1106,7	954,8	1822,8	466,55
„ calceatus ♀	824,6	694,4	1323,7	325,5
„ „ ♂	1019,9	856,6	—	390,6
Andrena fulva ♀	1388,8	1171,8	2538,9	531,65
„ albicans ♀	1041,6	954,8	2039,8	477,4
„ „ ♂	868,0	781,2	1822,8	390,6
„ carbonaria ♀	1193,5	1106,7	2517,2	477,4
„ „ ♂	1085,0	989,52	2343,6	368,9
Nomia diversipes ♀	976,5	868,0	—	434,0
„ „ ♂	1085,0	976,5	—	423,15
Systropha curvicornis ♀	998,2	824,6	—	336,35
Eucera longicornis ♀	1345,4	1085,0	2387,0	542,5
„ „ ♂	1258,6	1085,0	2235,1	520,8
Anthophora vulpina ♀	1562,4	1171,8	2473,8	672,7

Tabelle III: Bezeichnungen wie Tabelle I und II.



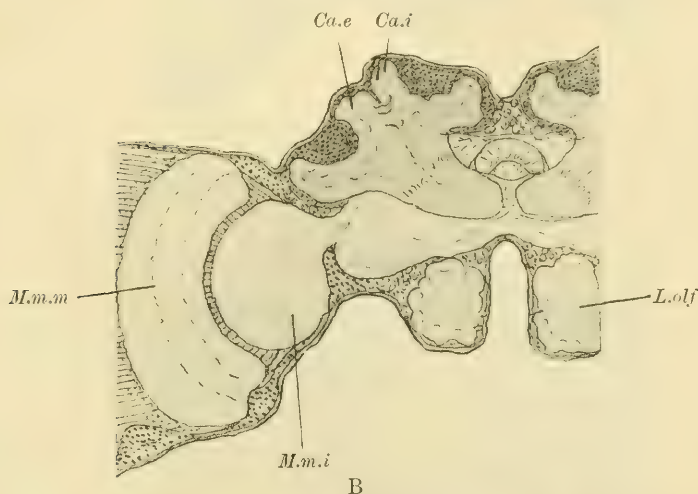
Textfig. 20. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Andrena albicans ♀ (A) und ♂ (B).
Bezeichnungen wie gewöhnlich. 1 : 60.

hutförmigen Körper aufweist als Andrena fulva ♀, dafür eine größere Höhe kompensierend eintritt.

Eucera longicornis (Fig. 27, Taf. 21) dagegen zeigt sich in fast allen Indices den vorhergehenden Arten überlegen und wird darin noch von Anthophora vulpina (Fig. 28, Taf. 21) übertroffen, die wahrscheinlich die höchst entwickelte Gattung unter den soli-

III.

a/b	a/c	h/b	h/c	D a/b	D a/c	D h/b	D h/c
1,15	0,607	0,488	0,255	—	—	—	—
1,18	0,622	0,468	0,245	—0,02	—	+ 0,012	—
1,20	—	0,456	—				
1,18	0,547	0,453	0,209	—	—	—	—
1,09	0,510	0,500	0,234	—0,02	+ 0,034	0,000	+ 0,020
1,11	0,476	0,500	0,214				
1,07	0,474	0,431	0,189	—0,02	+ 0,009	+ 0,059	+ 0,032
1,09	0,465	0,372	0,157				
1,12	—	0,500	—	+0,01	—	+ 0,067	—
1,11	—	0,433	—				
1,21	—	0,407	—	—	—	—	—
1,24	0,563	0,500	0,227	+0,08	0,000	+ 0,020	— 0,006
1,16	0,563	0,480	0,233				
1,33	0,631	0,574	0,271	—	—	—	—

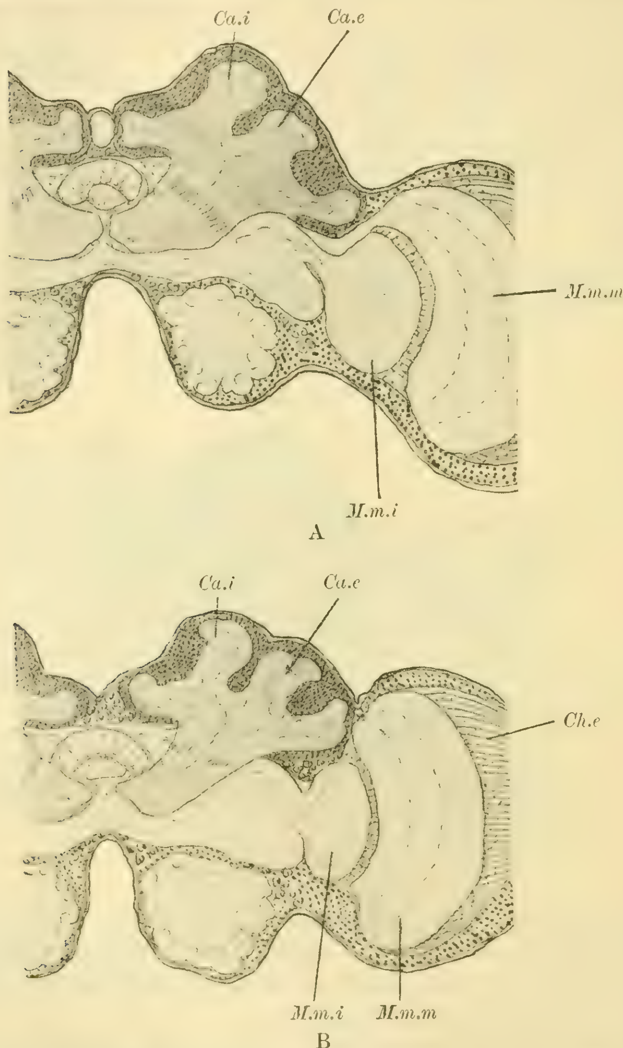


B

tären Apiden überhaupt repräsentiert. Ihre Indices übertreffen durchweg die von Anthidium (Tabelle II) und nähern sich denen der Hummeln (Tabelle IV), mit deren Gehirn das von Anthophora überhaupt eine große Aehnlichkeit besitzt.

Sexueller Dimorphismus findet sich bereits bei Halictus und Andrena (Textfig. 20). Bei Andrena steht das Männchen infolge der geringeren relativen Breite der Protocerebralloben noch etwa auf gleicher Höhe mit dem Weibchen, bei Andrena carbonaria aber (s. Tabelle III) ist das Weibchen im Vorteil, ebenso wohl bei Nomia diversipes und Eucera longicornis (Textfig. 21). Doch

liegen die Verhältnisse hier nicht so klar wie bei den Gastrilegiden, indem noch bei der bereits hoch entwickelten Eucera, wo das Weibchen sehr gut entwickelte Lobi optici besitzt, das Männchen

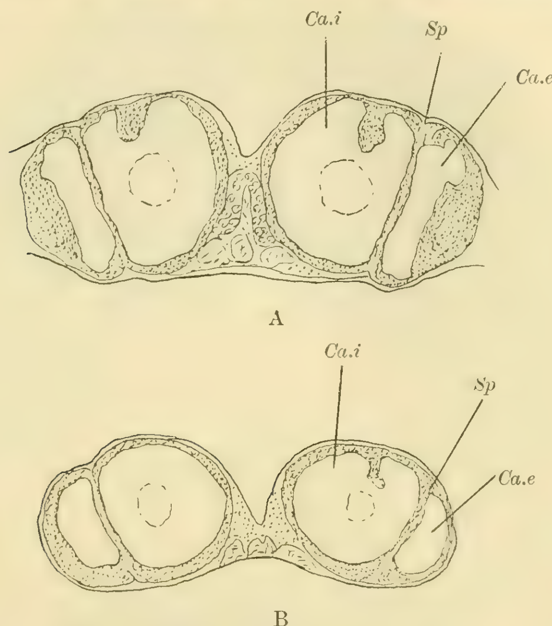


Textfig. 21. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Eucera longicornis ♀ (A) und ♂ (B).
Bezeichnungen siehe Textfig. 12. 1:52.

im Verhältnis der pilzhutförmigen Körper zum größten Abstand der mittleren Markmassen dem Weibchen überlegen ist.

Ueber die Verhältnisse bei Anthophora kann ich keine Auskunft geben, da ich nicht genügend Männchen und Weibchen ein und derselben Art bekommen konnte.

Zu bemerken ist noch, daß auch bei Andrena apicata (Textfigur 22) und bei Eucera der Verlauf der Spaltfurche bei den



Textfig. 22. Zwei Horizontalschnitte durch das Gehirn von Andrena apicata ♀ (A) und ♂ (B).
Sp Spaltfurche. 1 : 60.

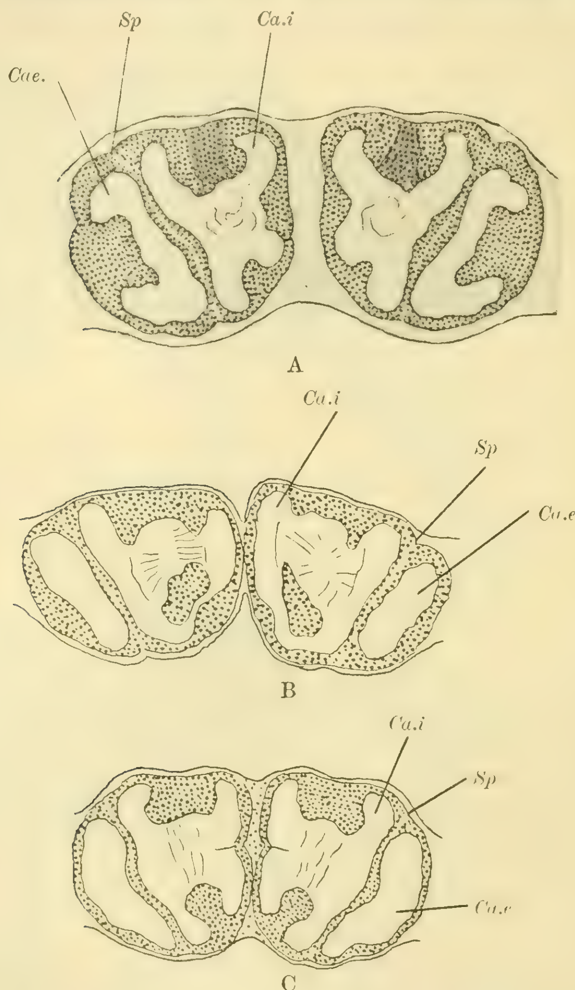
Weibchen mehr gerade von vorn nach hinten gerichtet ist als bei den Männchen, so daß diese Anordnung sich vermutlich bei den meisten solitären Apiden finden wird.

γ) Soziale Apiden.

Bei den Hummeln hat die Entwickelung der pilzhutförmigen Körper den solitären Apiden gegenüber weiterhin erhebliche Fortschritte gemacht. Die Globuli sind höher geworden als bei Anthophora und greifen auch lateralwärts auf den Lobus opticus hinüber (Fig. 29, Taf. 21). Infolge dieses Wachstums erreichen die Indices bei den Hummeln (Tabelle IV) die größten von mir bei den Apiden gemessenen Werte. Diese Werte sind im übrigen nicht für alle Arten dieselben, z. B. für Bombus agrorum ♀ größer

als für Bombus lapidarius ♀, noch größer wahrscheinlich, nach den Arbeiterinnen zu schließen, bei Bombus terrestris ♀.

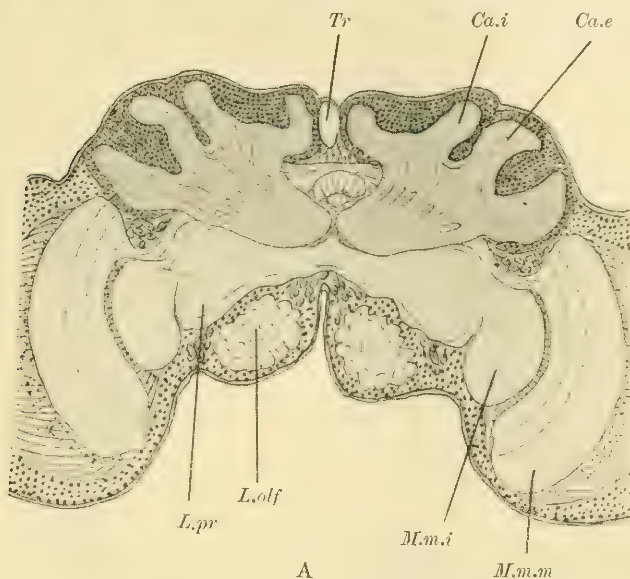
Sexuelle Differenzen zeigen sich einmal in der Lage der Becher zueinander (Textfig. 23), indem die Spaltfurche *(Sp)* bei



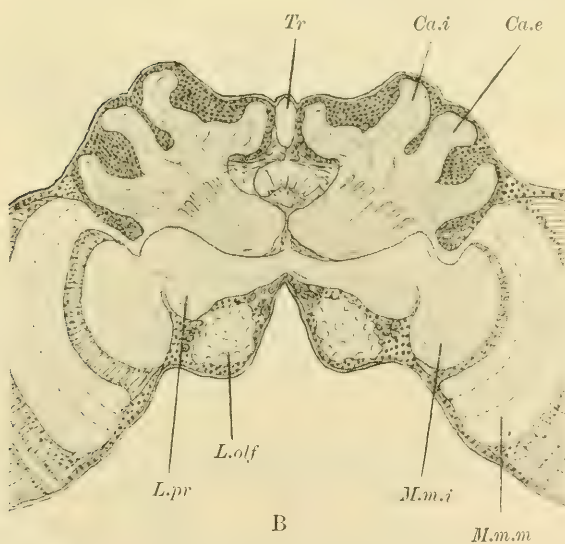
Textfig. 23. Drei Horizontalschnitte durch das Gehirn von Bombus agrorum ♀ (A), ☿ (B), ♂ (C).
Sp Spaltfurche. 1 : 40.

der Königin (A) gerader zu verlaufen scheint als bei den Arbeiterinnen und Männchen. (Bei Apis mellifica tritt dieser gerade Verlauf nach Jonescus und meinen Befunden bei den Arbeiterinnen

auf); sodann in den Größenverhältnissen der pilzhutförmigen Körper (Textfig. 24 A—C). Man kommt beim Durchsehen der Schnittserien zu der Ueberzeugung, daß das Gehirn des Weibchens höher



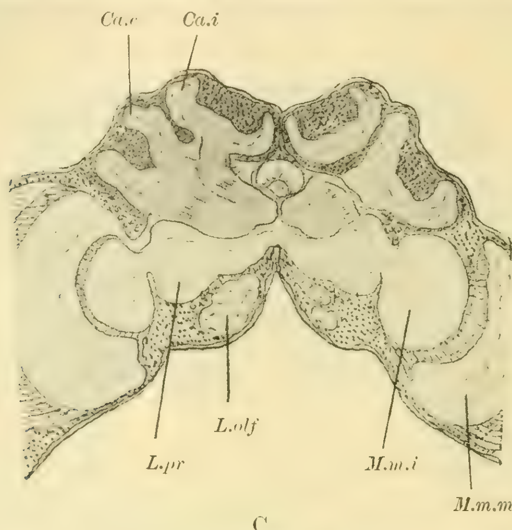
A



B

entwickelt ist als das der Arbeiterin, und zwar nicht nur absolut, sondern auch relativ. Diese Ueberzeugung wird durch die Messungen

durchaus bestätigt. Sowohl bei Bombus lapidarius wie Bombus agrorum sind die Weibchen in drei Indices den Arbeiterinnen überlegen, nur im Verhältnis a/c (Breite der pilzhutförmigen Körper:



Textfig. 24 A—C. Drei Frontalschnitte durch das Gehirn von Bombus agrorum ♀ (A), ☿ (B), ♂ (C).
Bezeichnungen wie Textfig. 12. 1:40.

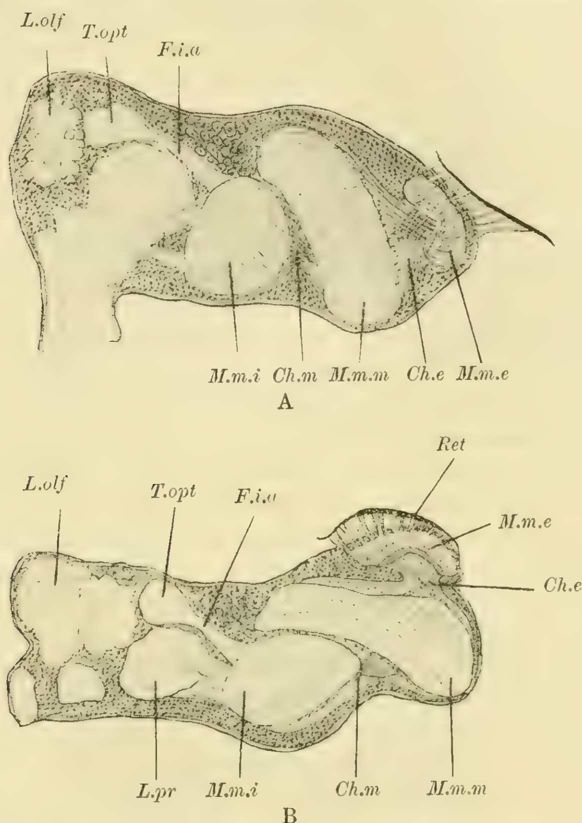
größten Abstand der mittleren Markmassen) stehen sie diesen gegenüber infolge der größeren Ausdehnung der Lobi optici zurück. (Auf die theoretische Bedeutung dieser Tatsache wird in der zu-

Tabelle IV.

	a μ	b μ	c μ	h μ	a/b	a/c	h/b	h/c
Bombus lapidarius ♀	1692,6	1215,2	2300,2	629,3	1,38	0,736	0,517	0,273
„ „ ☿	1432,2	1128,4	1887,9	499,1	1,26	0,755	0,442	0,264
„ „ ♂	1345,4	998,2	2039,8	629,3	1,34	0,659	0,565	0,276
„ agrorum ♀	1605,8	1128,4	2083,2	694,4	1,42	0,770	0,615	0,333
„ „ ☿	1649,2	1171,8	1996,4	585,9	1,40	0,826	0,500	0,293
„ terrestris ☿	1822,8	1258,6	2560,6	846,3	1,44	0,711	0,672	0,330
„ „ ♂	1562,4	1171,8	2560,6	759,5	1,33	0,610	0,648	0,296
Apis mellifica ♀	1171,8	1041,6	1866,2	520,8	1,12	0,627	0,500	0,279
„ „ ☿	1215,2	1085,0	2039,8	607,6	1,12	0,595	0,560	0,297
„ „ ♂	1128,4	1041,6	2126,6	585,9	1,08	0,536	0,562	0,275

Tabelle IV: Bezeichnungen wie Tabelle I und II.

sammenfassenden Besprechung eingegangen werden.) Die Männchen sind am wenigsten gut entwickelt, was in der Tabelle IV weniger gut bei Bombus lapidarius ♂ — da hier die Höhe der pilzhutförmigen Körper infolge der Richtung des Schnittes etwas größer



Textfig. 25. Horizontalschnitte durch das Gehirn von Bombus agrorum. A = Typus des ♀ und ☿, B = Typus des ♂.
Ret Retina, *M.m.e, M.m.m, M.m.i* äußere, mittlere und innere Markmasse, *Ch.e, Ch.m* äußere, mittlere Kreuzung, *L.olf* Lobus olfactorius, *L.pr* Lobus protocerebralis, *T.opt* Tuberculum opticum, *F.i.a* Fasciculus inferior anterior. 1 : 52.

erscheint, als sie in Wirklichkeit ist —, ganz einwandfrei jedoch bei Bombus terrestris zum Ausdruck kommt.

Bei Apis mellifica ist die Reihenfolge eine andere, indem hier, wie Jonescu ausführlich beschrieben hat, die pilzhutförmigen Körper der Arbeiterinnen relativ am größten sind, darauf die Weibchen folgen und an letzter Stelle die Männchen stehen. (Den

verschiedenen Verlauf der Spaltfurche erwähnte ich bereits.) Ich kann diese Ergebnisse durch meine Untersuchungen bestätigen (vgl. auch Tabelle IV). Ueberraschend erscheinen zunächst beim Betrachten der Tabelle die — mit denen der Hummeln verglichen — kleinen Indices von Apis mellifica. Diese Erscheinung wird jedoch begreiflich, wenn man bedenkt, daß die bewunderte hohe Organisation des Bienenstaates in erster Linie in einer weit durchgeführten Arbeitsteilung besteht, die zwar den Staat als Einheit zu großen Leistungen befähigt, ohne daß dazu jedoch eine besonders hohe Entwickelung der Instinkte des Einzelindividuums erforderlich ist; fast könnte man sagen: im Gegenteil. Man vergleiche z. B. die enorm vielseitige Tätigkeit eines Hummelweibchens mit der einseitigen Ausbildung der geschlechtlichen Instinkte bei einer Apiskönigin. Dazu kommt, daß möglicherweise unter den Bienenarbeiterinnen eine weitere Arbeitsteilung eingetreten ist, indem die einen das Einsammeln der Nahrung, die anderen nur die Zucht der neuen Generation besorgen; dadurch würde auch eine Erklärung gegeben für die Tatsache, daß Bachmetjew (1) durch seine analytisch-statistischen Untersuchungen zwei polymorphe Formen bei den Bienenarbeiterinnen hat nachweisen können.

Auch am Lobus opticus zeigen sich in der Anordnung der Markmassen auf Horizontalschnitten Verschiedenheiten, sehr deutlich bei Hummeln (Textfig. 25), weniger deutlich bei Apis mellifica. Während nämlich der Lobus opticus von ♀ und ☿ nichts vom Typus wesentlich Abweichendes aufweist, die mittlere Markmasse vielleicht sogar nicht so stark um ihre vertikale Achse gedreht ist, wie es bei Xylocopa der Fall ist (Fig. 18, Taf. 20), ist diese Drehung bei den Männchen sehr auffällig (Textfig. 25 B, *M.m.m*). Der Grund hierfür liegt offenbar in einer starken Verschiebung der Retina auf die Vorderfläche des Gehirns bei den Männchen. Die äußere Markmasse *(M.m.e)* ist dieser Bewegung gefolgt, und auch die mittlere Markmasse hat sich so gedreht, daß alle Fasern der äußeren Kreuzung *(Ch.e)* auf der vorderen konkaven Oberfläche eindringen können.

δ) Schmarotzerbienen.

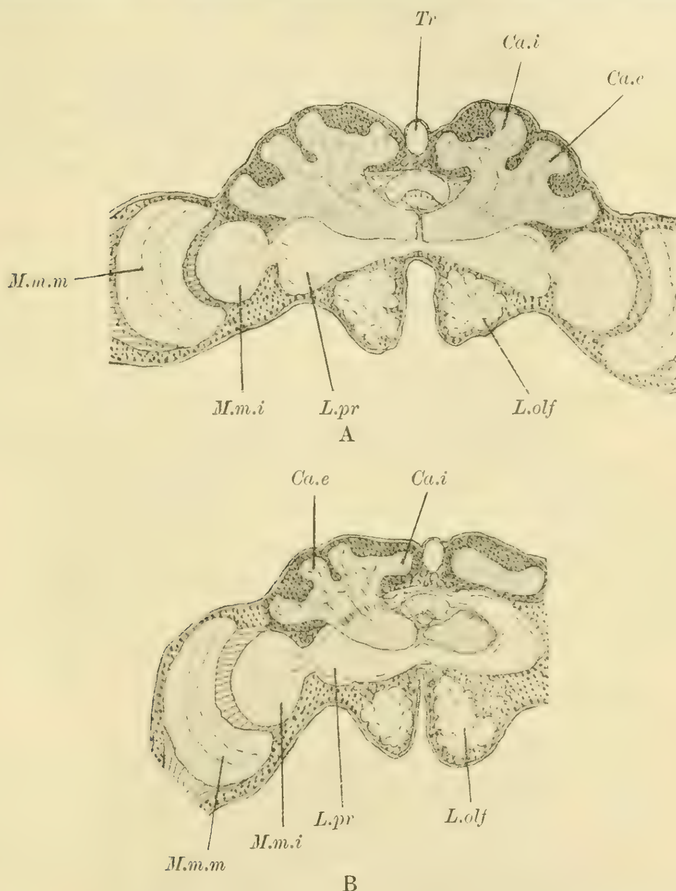
Untersucht:

Nomada succincta,

Psithyrus vestalis.

Ihre Lebensweise hat für die schmarotzenden Bienen eine Reihe von Umbildungen, besonders der äußeren Gestalt im Gefolge

gehabt, so den Verlust des Sammelapparates und Reduktion der Behaarung. Eine ähnliche Einbuße haben sie auch in Bezug auf die Ausbildung ihrer Instinkte erfahren, was sich in einer deutlichen Reduktion der pilzhutförmigen Körper bemerkbar macht. Bei Nomada succincta ist diese Tatsache wegen der noch nicht geklärten



Textfig. 26. Zwei Frontalschnitte durch das Gehirn von Nomada succincta ♀ (A) und ♂ (B).
Bezeichnungen wie Textfig. 12. 1 : 40.

Abstammungsfrage weniger leicht zu beobachten als bei Psithyrus (Fig. 30, Taf. 21), der mit Sicherheit von Bombus abzuleiten ist. Bei dieser Art zeigt sich zwar der Lobus opticus sehr gut entwickelt, relative Breite und Höhe der pilzhutförmigen Körper haben dagegen abgenommen, wie auch aus dem Vergleich der Tabellen IV

und V hervorgeht. Die Männchen haben im Vergleich damit scheinbar nur wenig an Instinkten eingebüßt (vgl. Psithyrus vestalis ♂, Tabelle V, mit Bombus terrestris ♂, Tabelle IV) und sich in bezug auf die Entwickelung des Gehirns nahezu auf der erreichten Stufe gehalten, ähnlich wie sich ja auch die Reduktion in der Behaarung in erster Linie bei den Weibchen geltend macht. — FRIESE (29) konstatiert weiter für die Schmarotzer einen Ausgleich des geschlechtlichen Dimorphismus; ein solcher Dimorphismus ist bei den beiden genannten Arten allerdings in bezug auf das Zentralnervensystem noch vorhanden; aber die Rückbildung der pilzhutförmigen Körper hat hier sowohl bei Nomada wie auch bei Psithyrus bei den Weibchen einen solchen Grad erreicht, daß jetzt nicht mehr sie, sondern die Männchen bei weitem die überlegenen sind (Tabelle V, D). Auch die Textfig. 26 läßt erkennen, daß beim Männchen (B) die Globuli im Verhältnis zum übrigen Gehirn sehr gut entwickelt sind, während sich das Weibchen (A) durch die Größe des Lobus opticus auszeichnet.

Tabelle V.

	a μ	b μ	c μ	h μ	a/b	a/c	h/b	h/c
Nomada succincta ♀	1258,6	998,2	2126,6	455,7	1,26	0,591	0,456	0,214
„ „ ♂	1063,3	824,6	1779,4	390,6	1,28	0,591	0,473	0,219
Psithyrus vestalis ♀	1475,6	1302,0	2517,2	672,7	1,13	0,586	0,516	0,267
„ „ ♂	1258,6	954,8	1996,4	542,5	1,31	0,630	0,568	0,271

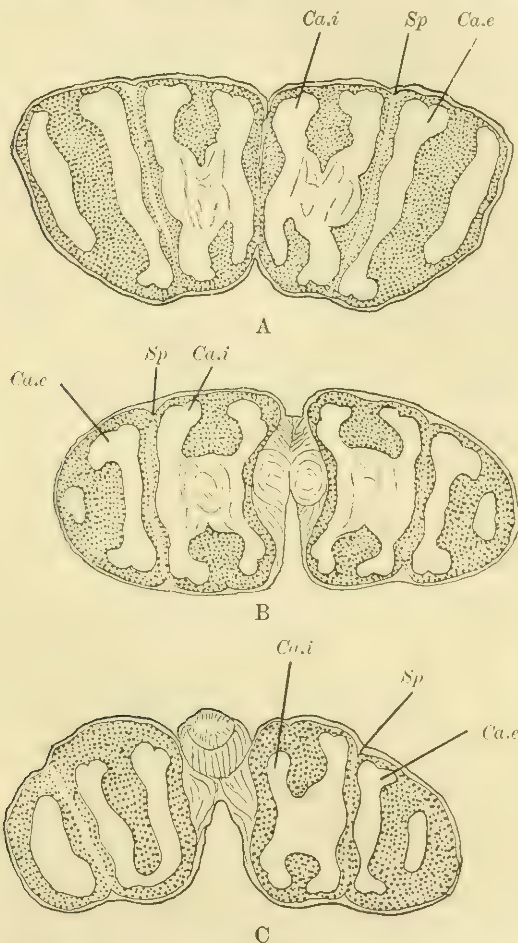
	D a/b	D a/c	D h/b	D h/c
Nomada succincta ♀ / „ „ ♂	— 0,02	0,000	— 0,017	— 0,005
Psithyrus vestalis ♀ / „ „ ♂	— 0,18	— 0,044	— 0,052	— 0,004

Bezeichnungen wie Tabelle I und II.

Diese noch hochstehenden Männchen lassen den Schluß zu, daß die Schmarotzer sehr gut entwickelt gewesen sein müssen, bevor sie zur parasitischen Lebensweise übergingen. Lobi optici und Lobi olfactorii lassen keine Spur von Rudimentation erkennen, sie haben sich wahrscheinlich nach Uebergang zum Parasitismus noch weiter entwickelt, da sie ja für die Tiere zum Auffinden der Nester ihrer Wirte von größter Bedeutung sind.

F. Vespiden.

Bereits Totalpräparate (Fig. 6, Taf. 18) lassen erkennen, daß wir es bei den Wespen mit hoch entwickelten Formen zu tun haben, und gleichzeitig läßt die Form und Anordnung der riesigen Becher *(Ca)* auf wesentliche Verschiedenheiten den Apiden gegen-



Textfig. 27. Drei Horizontalschnitte durch das Gehirn von Vespa vulgaris ♀ (A), ☿ (B) und ♂ (C).
Bezeichnungen wie gewöhnlich. 1 : 40.

über schließen. Diese Verschiedenheiten zeigen sich in der Tat bei histologischen Untersuchungen zunächst als so bedeutend, daß der erste Untersucher, Flögel (26), die Ansicht aussprach, es unterscheide sich das Gehirn einer Wespe von dem einer Biene

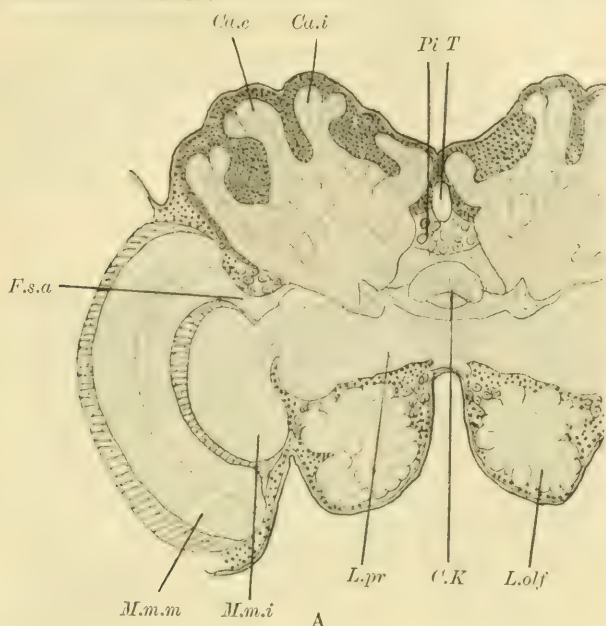
mehr, als das einer Biene von Blatta. Erst VIALLANES (66) wies den Bau des Gehirns als bei Wespen und Bienen prinzipiell übereinstimmend nach. Seinen vorzüglichen Ausführungen ist wenig hinzuzufügen, ich werde daher nur kurz über die für diesen Fall in Betracht kommenden Verhältnisse berichten.

Die pilzhutförmigen Körper (Fig. 31 *P.K*, Taf. 21) haben eine außerordentliche Ausbildung nach oben und lateral hin erfahren, und die beiden Globuli liegen jederseits nahezu direkt nebeneinander, so daß die Spaltfurche (Textfig. 27 *Sp*) bei allen drei Formen in annähernd gerader Linie verläuft, beim Männchen (C) vielleicht etwas schräger als beim Weibchen und Arbeiterin. Die Fibrillärsubstanz der Becher ist nach vorn und hinten über die Protocerebralloben herübergewachsen und weist zur Vergrößerung ihrer Oberfläche noch mannigfache Auftreibungen und Verdickungen auf, so im besonderen konstant eine ringsherum verlaufende Einkerbung am oberen Rande, so daß dieser dadurch auf dem Frontalschnitt (Fig. 31, Taf. 21) doppelt gelappt erscheint.

Die voluminösen Stiele *(St)* ziehen annähernd senkrecht nach abwärts bis etwa zur Höhe des Zentralkörpers *(C.K)*, indem sie sich dabei kegelförmig stark nach unten zu verjüngen. Von hier aus geht die vordere Wurzel direkt frontalwärts. Sie fällt nicht nur durch ihren außerordentlich geringen Durchmesser auf (s. Fig. 6 *R.a*, Taf. 18), sondern auch durch ihre Struktur, da sie nicht, wie bei den anderen Hymenopteren, aus annähernd homogener Marksubstanz besteht, sondern nur ein feines Fibrillenbündel mit zunächst wenigen eingelagerten Kernen darstellt. Je mehr sich die vordere Wurzel der Frontalfläche des Gehirns nähert, um so zahlreicher werden die Kerne, die Fasern werden immer undeutlicher und verschwinden schließlich ganz zwischen dem frontalen Ganglienzellbelag des Gehirns.

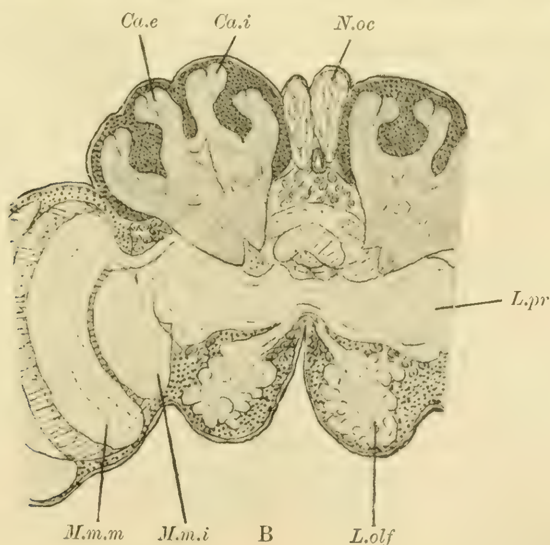
Auch die innere Wurzel (Fig. 31 *R.i*, Taf. 21), die FLÖGEL noch ganz übersehen hatte, besteht nur aus Zügen feiner Fibrillen, die im Bogen nach abwärts ziehen und sich mit denen der Gegenseite vermischen. Diese direkte Vereinigung der inneren Wurzeln ist bei den Hymenopteren bis jetzt nur bei den Wespen bekannt; auch sonst finden wir unter den Tracheaten eine direkte Vereinigung der als „Stiele“ bezeichneten Fibrillenbündel mit denen der Gegenseite nur bei ganz niederen Formen, ist also zweifellos von den Wespen selbständig wieder erworben. — Daß von diesen inneren Wurzeln aus Fasern direkt (und unter teilweiser Kreuzung) in den Zentralkörper eindringen, was VIALLANES nicht entscheiden

konnte, scheint mir insbesondere nach Untersuchungen an Puppen außer Zweifel zu stehen.

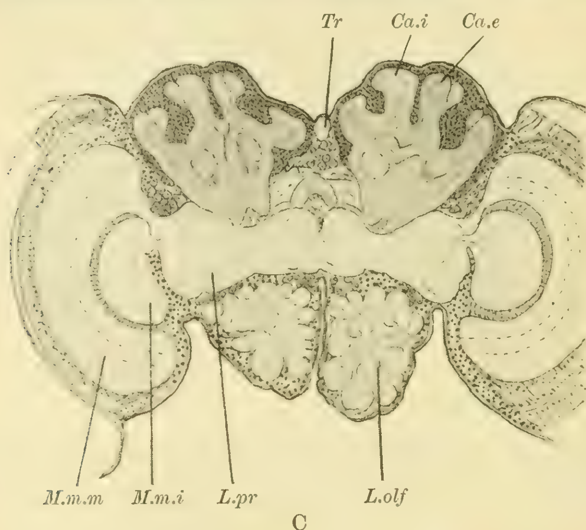


Textfig. 28. Drei Frontalschnitte durch das Gehirn von Vespa vulgaris ♀ (A), ☿ (B), ♂ (C).

Tr Trachee, *C.K* Zentralkörper, *Pi* Pars intercerebralis, *F.s.a* Fasciculus superior anterior. Die übrigen Bezeichnungen cf. Textfig. 12. 1:40.



Unter den einzelnen Gattungen der Wespen bestehen Verschiedenheiten in den Größenverhältnissen der Hirnteile zueinander (Tabelle VI), ebenso zwischen den einzelnen Geschlechtern (Tabelle und Textfig. 28 A—C), und zwar hier in demselben Sinne wie bei den Hummeln. Das Weibchen (A) zeichnet sich sowohl durch die Entwickelung der Breite wie der Höhe vor den übrigen Formen aus; die Arbeiterinnen (B) haben weniger in der relativen Höhe der pilzhutförmigen Körper, als vielmehr in der Breite eine Re-



C

duktion erfahren, während das Männchen (C) demgegenüber noch schlechter gestellt ist und auch noch an relativer Höhe Einbuße erleidet, obgleich es andererseits der Arbeiterin in der absoluten Größe des Gehirns und Ausbildung der Lobi optici überlegen ist.

Die Tabelle VI gibt über diese Verhältnisse zahlenmäßigen Aufschluß.

Tabelle VI.

	a μ	b μ	c μ	h μ	a/b	a/c	h/b	h/c
Vespa crabro ♀	1996,4	1736,0	3385,2	824,6	1,15	0,589	0,475	0,243
Polistes gallica ☿	1258,6	954,8	1909,6	542,5	1,31	0,659	0,568	0,284
„ „ ♂	1302,0	1215,2	2256,8	542,5	1,07	0,576	0,446	0,240
Vespa vulgaris ♀	1736,0	1215,2	2300,2	716,1	1,42	0,754	0,589	0,311
„ „ ☿	1519,0	1215,2	1996,4	629,3	1,25	0,695	0,517	0,315
„ „ ♂	1345,4	1085,0	2126,6	564,2	1,24	0,632	0,520	0,265

Bezeichnungen wie Tabelle I.

Zusammenfassung und theoretische Verwertung der Untersuchungsergebnisse.

Trotz des durchaus einheitlichen Bauplanes des Hymenopterengehirnes zeigen sich bei den einzelnen Unterordnungen doch mannigfache Verschiedenheiten, insbesondere der drei variablen Teile: der pilzhutförmigen Körper, des Lobus opticus und des Lobus olfactorius.

Die pilzhutförmigen Körper sind jederseits der Mittellinie gelegene unpaare, durch den „sillon cérébral médian" VIALLANES getrennte Organe, die, zunächst nur sehr wenig hervortretend (Tenthrediniden), immer mehr an Mächtigkeit durch Ausdehnung in die Höhe und Breite gewinnen (Uroceriden, Ichneumoniden, Apiden), bis sie bei den Wespen ihre höchste Ausbildung erreichen (Fig. 1—6, Taf. 18). In jedem pilzhutförmigen Körper kann man zwei aus charakteristischen Ganglienzellen und Fibrillärsubstanz bestehende Globuli unterscheiden, die voneinander durch eine Spaltfurche (la scissure du corps pédonculé, VIALLANES) getrennt sind. Diese Spaltfurche, die deutlich erst von den Ichneumoniden an erkennbar wird, verläuft nur bei den Cynipiden von hinten lateral nach vorn medial, bei den meisten übrigen Arten von hinten medial nach vorn lateral — ganz extrem bei den Ichneumoniden und Braconiden — und nur selten bei hoch entwickelten Formen (Apis mellifica ☿, Vespa vulgaris ♀, ☿) annähernd gerade von vorn nach hinten.

Die Ganglienzellen der Globuli haben bei den Aculeaten eine weitere Differenzierung in eine mediale, stark tingierbare, und eine zweite, sie ringförmig umgebende Gruppe erfahren. Sie liegen zunächst noch weit von denen der Gegenseite entfernt, so daß die dazwischen liegenden protoplasmareichen Ganglienzellen der Pars intercerebralis sich ausgiebig entfalten können; bei zunehmender Entwickelung wachsen sie jedoch immer mehr der Mittellinie entgegen über diese Zellen der Pars intercerebralis herüber, deren Anzahl und Ausdehnungsgebiet dadurch immer beschränkter wird, bis sich die beiderseitigen inneren Globuli schließlich in der Medianebene berühren. Auch lateralwärts macht sich ein Wachstum besonders bemerkbar, indem die pilzhutförmigen Körper, die anfangs nur den Protocerebralloben aufsitzen, sich über den lateralen Rand derselben hinüber bis auf die innere, unter Umständen auch mittlere Markmasse des Lobus opticus ausdehnen.

Die Marksubstanz der Globuli tritt in verschiedenen Typen auf, deren ich vier unterscheide. Der einfachste, der keulen- oder kolbenförmige Typus, findet sich bei den Tenthrediniden. Aus ihm entwickelt sich durch eine mediale Vertiefung der Schalentypus der Cynipiden und Uroceriden. Indem die Schalenränder nun weiter auswachsen und durch mannigfaltige Verdickungen und Aufwulstungen eine Oberflächenvergrößerung bewirken, entsteht daraus einmal der Kelchtypus der Ichneumoniden und Braconiden, andererseits der Bechertypus der Aculeaten.

Der Lobus opticus besteht bei allen untersuchten Hymenopteren aus den für die Tenthrediniden genauer beschriebenen Kreuzungen und Markmassen; letztere können jedoch in ihrer Form und noch mehr in ihrer Lage bei den Unterordnungen voneinander abweichen. Dabei zeigen besonders die mittlere und innere Markmasse, die bei den Blattwespen noch annähernd quer zum Verlauf des Lobus opticus gestellt sind, die Tendenz, sich um ihre vertikalen Achsen zu drehen, und zwar stets so, daß die mittlere Markmasse sich mit ihrer Konkavität nach vorn, die innere nach hinten wendet, wie wir es am extremsten bei den Ichneumoniden finden.

Bei diesen erreicht auch der Lobus olfactorius, dessen Größe variabel ist, qualitativ und quantitativ seine höchste Ausbildung.

Es frägt sich nun, ob sich diese Ergebnisse zu phylogenetischen Betrachtungen verwerten lassen.

Zu Erörterungen über die phylogenetische Stellung der Hymenopterenfamilien wurden bisher hauptsächlich allgemein biologische Gesichtspunkte und die verschiedene Ausbildung der Mundwerkzeuge herangezogen. Letztere scheinen jedoch außerordentlich wenig konservative Organe zu sein und sind zu phylogenetischen Spekulationen nur mit großer Vorsicht zu verwenden. Nach Demoll (18) besitzen z. B. die Uroceriden wesentlich primitivere Mundteile als die Blattwespen, während sie nach der Entwickelung des Zentralnervensystems wesentlich höher stehen als diese; ich verweise ferner auf die ebenda besprochenen, aus gänzlich verschiedenen Grundformen heraus entstandenen Konvergenzerscheinungen bei unter ähnlichen Ernährungsbedingungen lebenden Arten. (Man vergleiche hierzu auch die zu unannehmbaren Folgen führende Arbeit Langhoffers [44] über die Mundteile der solitären Apiden.)

Fruchtbarer scheint mir eine Betrachtungsweise zu sein, welche die verschieden hohe Ausbildung der Instinkt- und Reflextätigkeit, wie sie sich in der Biologie — also in der Lebensweise, Eiablage,

Nestbau, Brutpflege usw. — äußert, zum Ausgangspunkt nimmt, indem sie dabei, um das subjektive Moment und eventuelle Anthropomorphisierungen tunlichst auszuschalten, möglichst die Ausbildung der materiellen Grundlage dieser Instinkte, der Gehirne, und bei ihnen wieder die verschiedene Entwickelung der pilzhutförmigen Körper als der hauptsächlichsten Reflex- und Assoziationszentren berücksichtigt.

Von diesem Gesichtspunkte aus sind zweifellos die Tenthrediniden als die ursprünglichsten der untersuchten Hymenopteren anzusehen. Auf eine nahe Verwandtschaft mit ihnen lassen die Zustände schließen, die wir bei den Cynipiden und Uroceriden angetroffen haben, bei denen beiden der keulenförmige Typus der Globuli zum schalenförmigen weitergebildet ist, jedoch in verschiedener Weise, indem bei den Cynipiden die inneren Globuli nach hinten, die äußeren nach vorn rücken, die Spaltfurche daher als bei der einzigen untersuchten Gattung, von lateral hinten nach medial vorn verläuft, umgekehrt wie bei allen anderen, auch den Uroceriden. Dabei ist die Entfaltung der Globuli bei den Cynipiden mächtiger als bei den Uroceriden, indem die Ganglienzellmassen bei den ersten die Protocerebralloben überwachsen haben, und dementsprechend auch die Markmassen und Stiele eine relativ größere Ausdehnung und Dicke besitzen.

Trotzdem können die Cynipiden nicht in eine Linie mit den Holzwespen gebracht werden, da trotz dieser höheren Entwickelung der Globuli die Markmassen des Lobus opticus noch die ursprüngliche, bei den Tenthrediniden vorhandene Stellung aufweisen; beide Formen müssen sich vielmehr getrennt von den Tenthrediniden aus entwickelt haben, indem hierbei die Cynipiden den Keulentypus der Globuli zu dem Schalentypus weiterbildeten und die ihnen allein zukommende Verlagerung der Spaltfurche entwickelten, unter Beibehaltung der Stellung der Lobus-opticus-Markmassen, indem andererseits auch die Uroceriden den — im übrigen noch weniger entwickelten — Schalentypus herausbildeten, indem sie dabei die Lage der Spaltfurche so beibehielten, wie wir sie bei allen anderen Hymenopteren wiederfinden; dagegen machten die Markmassen des Lobus opticus jene Drehung durch, wie sie gleichfalls bei fast allen Hymenopteren auftritt und zunächst auch bei den Ichneumoniden weiter ausgebildet erscheint.

Es ergeben sich also mehr Anhaltspunkte für die Annahme, daß eine Weiterbildung nicht von den Cynipiden, sondern von den Uroceriden aus platzgegriffen hat, indem das Volumen der Mark-

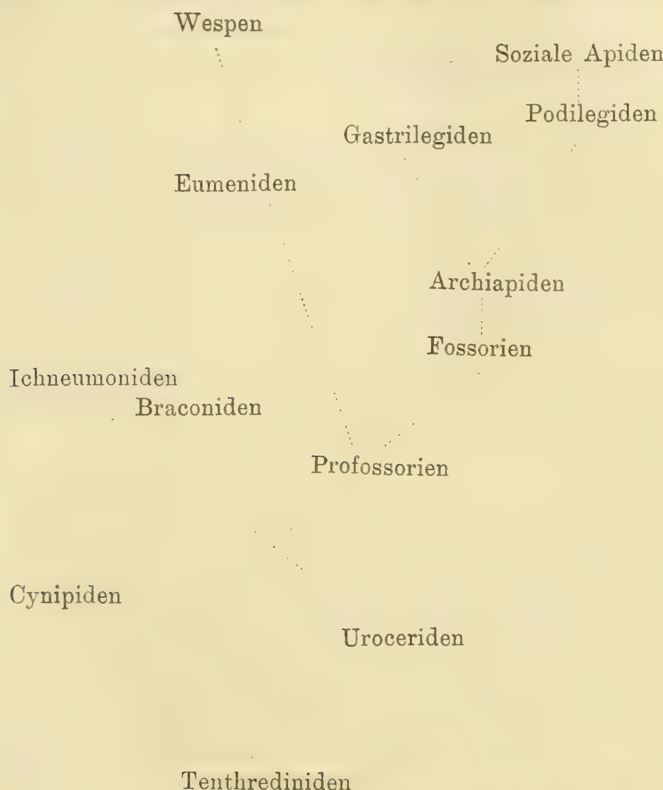
schale durch Auswachsen der Ränder vergrößert wird, und die Globuli ihre nächst höhere Entwickelungsstufe bei den Ichneumoniden erlangen. Bevor jedoch bei diesen die vollständige Ausbildung der Kelchform der Globuli, die extreme Lagerung derselben hintereinander, und die Drehung der Markmassen des Lobus opticus vollständig erfolgt war, müssen sich die Fossorien, die Stammgruppe der Aculeaten, von dieser Reihe abgezweigt haben, bei denen die bereits ausgewachsenen Ränder der Schale sich nicht nach außen, sondern mehr nach innen wandten, wodurch sich der Bechertypus der Aculeaten herausbildete. — Zu einem ähnlichen Resultate ist auch Verhoeff (61) aus rein biologischen Ueberlegungen gekommen; auch nach ihm haben sich die Grabwespen „aus der Reihe der Ichneumoniden" entwickelt, und zwar war „der erste Schritt zur Abzweigung des Fossorienstammes der, daß die Immenmutter jedes einzelne Ei nicht einfach am Beutetier ablegte, sondern es mit demselben in einer Erdhöhle verscharrte und so völlig für sich in Anspruch nahm". Ich glaube diese Auffassung noch dahin präzisieren zu können, daß diese Abzweigung aus der Ichneumonidenreihe nicht von heute lebenden Arten erfolgt ist, sondern daß sie, wie oben auseinander gesetzt wurde, bereits früher erfolgt sein muß.

Die Wespen zeigen ihrerseits im Bau ihres Gehirns eine so aberrante Form, daß ihre Ableitung von heute lebenden Fossorien gleichfalls nicht mehr möglich ist, auch sie müssen sich bereits von Vorstufen der heutigen Arten, von Profossorien, abgezweigt haben. Nach Verhoeff sollen sie von Protrypoxyliden abstammen, also Formen, welche den heutigen Trypoxyliden am nächsten standen, und zwar unter Einschiebung der Eumeniden. Letztere habe ich leider nicht untersuchen können, es werden sich möglicherweise interessante Zwischenformen bei ihnen auffinden lassen.

Das Gehirn der heutigen Fossorien ist bereits ganz nach dem Apistypus gebaut. Von ihnen aus ergibt sich daher ungezwungen der Uebergang zu den Archiapiden (vgl. auch H. Müller, Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen), von denen aus man weiter ein zunehmendes relatives Wachstum der pilzhutförmigen Körper und einen allmählich immer klarer sich herausdifferenzierenden sexuellen Dimorphismus unter Bevorzugung der Weibchen nachweisen kann, sowohl bei den Gastrilegiden (höchste Form Anthidium) als auch bei den Podilegiden, und zwar im großen und ganzen in einer Reihenfolge, die mit der von Friese unter hauptsächlicher Berücksichtigung des verschieden vollkommen

ausgebildeten Sammelapparates aufgestellten übereinstimmt. Die mächtigere Entwickelung der pilzhutförmigen Körper findet sich bei den Podilegidae, die mit ihren höchsten Formen zu Apis mellifica und über Anthophora zu Bombus hinüberleiten.

So würde sich also für die Unterordnungen und Familien der Hymenopteren unter hauptsächlicher Berücksichtigung der ver-



schiedenen Ausbildung des Zentralnervensystems, zum Teil in Uebereinstimmung mit Resultaten, die aus allgemein biologischen Betrachtungen und auf Grund der Entwickelung des Sammelapparates gewonnen wurden, eine Verwandtschaftstabelle von etwa der beifolgenden Anordnung ergeben.

Ueber die phylogenetische Stellung der einzelnen Gattungen der solitären Apiden untereinander haben meine Messungen nichts wesentlich Neues zutage fördern können; die dadurch gewonnenen Resultate stehen, wie ich bereits erwähnte, in der Hauptsache im

Einklang mit den von FRIESE aufgestellten Verwandtschaftstabellen (cf. FRIESE, Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen. Zool. Jahrb., Syst., Bd. V, 1891, p. 778).

Es ergab sich weiter, daß Verschiedenheiten in der Ausbildung des Zentralnervensystems auch bei den solitären Apiden existieren, und zwar zeigt sich entsprechend dem FRIESEschen Stammbaum eine Tendenz zu steigender Breite und Höhe der pilzhutförmigen Körper, die sich besonders schön in der Reihe der Gastrilegiden von Osmia über Chalicodoma und Megachile zu Anthidium nachweisen läßt;

daß ferner die höchsten Werte in der Reihe der Podilegiden (Bombus) erreicht werden, die jedoch beim Uebergang zu den perennierenden Staaten (Apis) eine Verminderung erfahren (hierzu vgl. das im Abschnitt „Soziale Apiden" Gesagte);

daß schließlich, in Beantwortung der eingangs aufgeworfenen Frage sexuelle Differenzen bei allen untersuchten Arten der solitären Apiden bestehen, ohne daß man aber bei den niederen Formen bereits von einem Prädominieren des weiblichen Geschlechtes sprechen könnte; bei ihnen kann z. B. für eine größere Breite der pilzhutförmigen Körper bei den Weibchen eine größere Höhe derselben bei den Männchen kompensierend eintreten (Colletes cunnicularius, Eriades crenulatus) und umgekehrt (Halictus calceatus, Andrena albicans), ähnlich wie dieses auch für zwei Arten derselben Gattung der Fall sein kann (Andrena fulva und albicans). Das Ueberwiegen des Weibchens in bezug auf die Ausbildung der pilzhutförmigen Körper, das sich im Verlaufe der Phylogenese herausdifferenziert hat, greift vielmehr deutlich erst bei den höher entwickelten Arten in immer steigendem Maße Platz.

Weiter hat sich gezeigt, daß die Männchen der Schmarotzerbienen nur eine geringe Reduktion erkennen lassen, wogegen bei den Weibchen eine erhebliche Rückbildung der pilzhutförmigen Körper konstatiert werden kann, bei jedoch gut entwickeltem Lobus opticus und Lobus olfactorius.

Zum Schluß möchte ich noch darauf hinweisen, daß bei den nicht perennierenden Hummel- und Wespenstaaten das Weibchen am höchsten entwickelt ist, worauf die Arbeiterinnen und schließlich die Männchen folgen, während bei Apis mellifica die Arbeiterinnen höher stehen als Weibchen und Männchen. Dieses Resultat scheint mir deshalb von einigem Interesse zu sein, als von einigen Seiten, im besonderen von BUTTEL-REEPEN (14), die Ansicht vertreten wird, daß die Hummel- und Wespenarbeiterinnen

nur kleine, mangelhaft ernährte, im übrigen aber morphologisch und anatomisch vollkommene Weibchen seien, also nicht direkt mit den Arbeiterinnen von Apis mellifica verglichen werden könnten. Demgegenüber glaube ich behaupten zu können, daß die Hummelarbeiterinnen sich von den Weibchen durch eine nicht nur absolut, sondern auch relativ geringere Ausbildung der pilzhutförmigen Körper und damit der Instinkte unterscheiden; daß wir also demnach auch bereits im Hummel- und Wespenei, wie nach Weismann im Bienenei, drei getrennte Anlagen für die drei verschiedenen Formen annehmen müssen.

Einen derartigen hummelähnlichen Zustand wird zweifellos auch Apis mellifica einmal durchgemacht haben. Erst als die Kolonien perennierend wurden, fand eine allmähliche Rückbildung und Verkümmerung der meisten Instinkte des Weibchens mit Ausnahme der geschlechtlichen statt; diese Verkümmerung erwies sich wahrscheinlich sogar als vorteilhaft für den Staat und bekam dadurch Selektionswert. Die Arbeiterinnen dagegen, zunächst den Weibchen gegenüber rückgebildet, besaßen immerhin noch viele Instinkte derselben und entwickelten ihrerseits noch einige weitere hinzu, so daß sie nunmehr sekundär den Weibchen überlegen wurden. (Cf. hierzu auch die Ausführungen von Buttel-Reepen, l. c. p. 49 ff.) In dieser Hinsicht würde es vielleicht interessant sein, die Ausbildung der pilzhutförmigen Körper bei korsischen Hummelarten (Bombus xanthopus u. a), die nach Ferton (25) und von Buttel-Reepen wahrscheinlich perennierend sind oder doch wenigstens im Begriff stehen, es zu werden, oder bei den nordischen Bombus kirbyellus und hyperboreus, die nach Sparre-Schneider in der Umgebung von Tromsö wieder zur solitären Lebensweise zurückgekehrt sind, mit den Befunden an einheimischen Arten zu vergleichen.

Auch eine genauere Untersuchung der postembryonalen Entwickelung würde vielleicht noch manches wertvolle Ergebnis zeitigen. Bis vor kurzem nahm man nur geringfügige histologische Veränderungen an, bis Bauer (3) feststellte, daß „es kaum ein Organsystem der Insekten gibt, welches eine so durchgreifende Metamorphose seiner Teile erfährt wie das nervöse Zentralorgan“. Bauers Untersuchungen sind jedoch mehr histologische und gehen weniger auf Veränderungen der Form, Größe und Lage der einzelnen Gehirnteile ein, worüber bis jetzt nur äußerst lückenhafte Angaben existieren. Jonescu fand bei Apis-mellifica-Puppen eine schalenähnliche Form der Markmassen der Globuli, die erst

langsam zur Becherform heranwächst. Ich kann diesen Befund bestätigen, auch für Puppen von Vespa vulgaris. Bei diesen sah ich außerdem, daß die vordere Wurzel, die bei dem erwachsenen Tiere nur einen feinen Fibrillenstrang darstellt, bei der Puppe ungleich viel voluminöser ist und in Größe und Form durchaus an die vordere Wurzel der Apiden erinnert.

Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß man die in der phylogenetischen Entwickelung auftretenden verschiedenen Typen des Zentralnervensystems auch in der Ontogenie verfolgen kann, daß sich vielleicht auch Reduktionen, wie wir sie bei den Schmarotzern und bei Apis mellifica ♀ angetroffen haben, im Laufe der postembryonalen Entwickelung bemerkbar machen werden.

Freiburg i. B., im April 1910.

Literaturverzeichnis.

1) Bachmetjew, P., 1909, Analytisch-statistische Untersuchungen über die Anzahl der Flügelhaken bei Bienen und die daraus hervorgehenden Konsequenzen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCIV.

2) Balfour, F. M., 1883, The anatomie and development of Peripatus capensis. Quart. Journ. micr. Science, Vol. XXIII.

3) Bauer, V., 1904, Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb., Anat., Bd. XX.

4) Bellonci, 1881—1882, Intorno alla struttura e alle connessioni dei lobi olfactori negli Arthropodi superiori e nei Vertebrati. Reale Acad. d. Lincei, T. XIII.

5) Berger, 1878, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. a. d. zool. Inst. Wien u. Triest, Bd. I.

6) Bethe, A., 1895, Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus maenas. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV.

7) — 1897, Vergleichende Untersuchungen über das Zentralnervensystem der Arthropoden. Bonn 1897. (Pflügers Arch., Bd. LXVIII.)

8) — 1897—1898, Nervensystem von Carcinus maenas. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L u. LI.

9) — 1898, Dürfen wir Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben. Bonn 1898. (Pflügers Arch., Bd. LXX.)

10) — 1902, Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen. Biol. Centralbl., Bd. XXII.

11) Binet, 1894, Contribution à l'étude du système nerveux sous-intestinal des insectes. Journ. d'Anat. et Phys., Vol. XXX.

12) Brandt, 1876, Anatomical and morphological researches on the nervous system of Hymenoptera insectes. Ann. and Magazine of Nat. Hist., 4. Ser., Vol. XVIII.

13) v. Buttel-Reepen, 1900, Sind die Bienen Reflexmaschinen. Biol. Centralbl., Bd. XX.

14) — 1903, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, Leipzig 1903.

15) Cuccati, 1888, Ueber die Organisation des Gehirns der Somomya erythrocephala. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI.

16) Cuvier, 1809, Vorlesungen über vergleichende Anatomie.

17) Demoll, 1908, Die Mundteile der solitären Apiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCI.

18) — 1909, Die Mundteile der Wespen, Tenthrediniden und Uroceriden, sowie etc. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCII.

19) Dietl, M. J., 1876, Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVII.
20) Dujardin, 1850, Mémoires sur le système nerveux des insectes. Ann. Sc. nat. Zool. (3), Vol. XIV.
21) Fabre, M. J. H., 1879—1880, Ètude sur les mœurs et la parthénogenèse des Halictes. Ann. Sc. nat. Zool. (6), Vol. IX.
22) — 1879, Souvenirs entomologiques, Paris.
23) — 1882, Nouveaux souvenirs entomologiques.
24) Faivre, 1857, Du cerveau des Dytisques considéré en rapport avec la locomotion. Ann. Sc. nat. Zool., Vol. VIII.
25) Ferton, Ch., 1901, Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description de quelques espèces. Ann. Soc. entom. de France, T. LXX.
26) Flögel, J. H. L., 1878, Ueber den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl.-Bd. XXX.
27) Forel, A., 1874, Les fourmis de la Suisse, Lyon.
28) — 1907, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten, München.
29) Friese, H., 1888, Die Schmarotzerbienen und ihre Wirte. Zool. Jahrb., Syst., Bd. III.
30) — 1891, Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen. Ibid., Bd. V.
31) — 1902, Die arktischen Hymenopteren mit Ausschluß der Tenthrediniden. Fauna Arctica, Bd. II, Jena.
32) Graber, V., 1877, Die Insekten.
33) Haller, B., 1905, Ueber den allgemeinen Bau des Tracheatensyncerebrums. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXV.
34) Hoffer, E., 1882, Biologische Beobachtungen an Hummeln und Schmarotzerhummeln. Mitt. d. nat. Ver. f. Steiermark.
35) — 1888, Die Schmarotzerhummeln Steiermarks. Ibid., 1888.
36) Janet, Ch., 1899, Essai sur la constitution de lat tête de l'insecte, Paris.
37) — Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Mém. Soc. zool. de France, T. VII, VIII, XII.
38) Jonescu, C. N., 1909, Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLV.
39) Kenyon, F. C., 1896, The brain of the bee. Journ. comp. Neurology, Vol. VI.
40) — 1896, The meaning and structure of the so-called „mush room bodies" of the hexapod brain. Amer. Nat., Vol. XXX.
41) — 1897, The optic lobes of the bee's brain in the light of recent neurological methods. Ibid., Vol. XXXI.
42) Kolbe, P. J., 1893, Insekten, Berlin.
43) Krieger, K. R., 1880, Ueber das Zentralnervensystem des Flußkrebses. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIII.
44) Langhoffer, A., 1898, Beiträge zur Kenntnis der Mundteile der Hymenopteren, I. Biol. Centralbl., Bd. XVIII. (Autoref.)

45) Leydig, Fr., 1864, Vom Bau des tierischen Körpers, Bd. I, 1. Hälfte, Tübingen.
46) — 1864, Tafeln zur vergleichenden Anatomie.
47) Marchal, P., 1994, La vie des Guêpes. Rev. scientifique, Bd. I.
48) — 1896, La réproduction et l'évolution des Guêpes sociales. Arch. Zool. expér. (3), Vol. IV.
49) Michels, H., 1880, Nervensystem von Orycetes nasicornis im Larven-, Puppen- und Käferzustand. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIV.
50) Müller, H., 1872, Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen, Bonn.
51) Newton, E. F., 1879, On the brain of the Cockroach (Blatta orientalis). Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. XIX.
52) Packard, 1880, The brain of the Locust. Sec. Rept. N. S. Ent.-Comp.
53) Parker, S. H., 1897, The retina and optic ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mitt. d. zool. Station Neapel, Bd. XII.
54) Rabl-Rückhard, 1875, Ueber Insektengehirne. Arch. f. Anat. u. Phys.
55) Saint-Remy, 1890, Contributions à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. Arch. Zool. expér. et gén. (2), Vol. Vbis.
56) Schmiedeknecht, O., 1907, Die Hymenopteren Mitteleuropas, Jena.
57) Schneider, J. Sp., 1894, Humlerne og deres forhold til flora'en i det arktiske Norge. Tromsö Mus. Aarshefter, 17.
58) — 1909, Hymenoptera aculeata im arktischen Norwegen. Ibid., Bd. XXIX.
59) Swammerdam, 1737, Biblia naturae. Istoria insectorum.
60) Treviranus, 1818, Biologie, Bd. V.
61) Verhoeff, C., 1892, Beiträge zur Biologie der Hymenopteren. Zool. Jahrb., Syst., Bd. VI.
62) Viallanes, H., 1882, Recherches sur l'histologie des Insectes. Ann. Sc. nat., Zool. (6), T. XIV.
63) — 1884, Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Ibid. (6), T. XVIII (2e Mém.).
64) — 1884, Le ganglion optique de la Libellule (Aeschna maculatissima). Ibid.
65) — 1885, 3e Mém., Le ganglion optique de quelques larves de Diptères. Ibid. (6), T. XIX.
66) — 1887, 4e Mém., Le cerveau de la Guêpe (Vespa crabro et Vespa vulgaris). Ibid. (7), T. II.
67) — 1887, 5e Mém., Le cerveau du Criquet. Ibid. (7), T. IV.
68) — 1893, 6e Mém., Aperçu général de l'organisation du système nerveux des Articulés. Ibid. (7), T. XIV.
69) — 1891, Sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la mante religieuse (Mantis religiosa). Ibid. (7), T. XI.

70) WASMANN, E., 1899, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica, Heft 26.
71) — 1901, Nervenphysiologie und Tierpsychologie. Biol. Centralbl., Bd. XXI.
72) WEISMANN, A., 1900—1901, Ueber die Parthenogenese der Bienen. Anat. Anz., Bd. XVIII, XIX.
73) — 1904, Vorträge über Deszendenztheorie, Jena.
74) WHEELER, W. M., 1890, Neuroblastes of Arthropod embryos. Journ. Morphol., Vol. IV.
75) — 1894, A contribution to Insect embryology. Ibid., Vol. VIII.
76) ZIEGLER, H. E., 1892, Ueber den Begriff des Instinktes. Verhandlungen d. Deutschen Zool. Gesellschaft.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

C.a Vordere Kommissur
C.dors Dorsalkommissur
Ca.i Innerer Becher
Ca.e Aeußerer Becher
Ch.e Chiasma externum = äußere Kreuzung
Ch.m Mittlere Kreuzung
Ch.i Innere Kreuzung
C.K Zentralkörper
F.i.a Fasciculus inferior anterior
F.s.a Fasciculus superior anterior
F.s.p Fasciculus superior posterior
Gl.e Globulus externus
Gl.i Globulus internus
Gl.oc Glomerula ocellaria
Gl.olf Glomerula olfactoria
Kr Kreuzung der Stiele
L.olf Lobus olfactorius
L.opt Lobus opticus
L.pr Lobus protocerebralis
M.m.e Massa medullaris externa = äußere Markmasse
M.m.i Innere Markmasse
M.m.m Mittlere Markmasse
N.a Nervus antennalis
N.oc Nervus ocellaris
Oc Ocellum
P.i Pars intercerebralis
Po.int Pons intercerebralis
P.K Pilzhutförmiger Körper
R.a Radix anterior = vordere Wurzel.
R.i Innere Wurzel
Ret Retina
St Stiel
S.Nbs Subretinale Nervenbündelschicht
Sp Spaltfurche
T.opt Tuberculum opticum
Tr Trachee

Tafel 18.

Fig. 1—6. Abbildungen verschiedener, zum Teil mit Boraxkarmin gefärbter Hymenopterengehirne, nach Totalpräparaten gezeichnet in Frontalansicht.

Fig. 1. Gehirn von Tenthredo flava ♀. 1:40.

Fig. 2. Gehirn von Sirex gigas ♀. 1:26.

Fig. 3. Gehirn von Ichneumon obsessor ♀ (Boraxkarmin). 1:40.

Fig. 4. Gehirn von Andrena albicans ♀ (Boraxkarmin). 1:40.

Fig. 5. Gehirn von Anthophora vulpina ♀ (Boraxkarmin). 1:40.

Fig. 6. Gehirn von Vespa vulgaris ♀ (Boraxkarmin). 1:26.

Tafel 19.

Auf dieser wie den folgenden Tafeln sind stets die Markmassen gelb, die Ganglienzellen blau getönt.

Fig. 7. Ein Frontalschnitt durch das Gehirn von Tenthredo mesomelaena ♀. a = äußere Ganglienzellen der äußeren Markmasse *(M.m.e)*. 1:62.

Fig. 8 a—c. Ganglienzellen aus dem Gehirn von Tenthredo mesomelaena ♀ zur Veranschaulichung der Größenverhältnisse. a: Große protoplasmareiche Ganglienzelle aus der Pars intercerebralis. b: Zellen des Lobus opticus. c: Ganglienzellen der Globuli.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch das Gehirn von Tenthredo mesomelaena ♀, etwa durch die Vereinigungsstelle des Globulus internus und externus und den daraus entspringenden Stiel *(St)*. 1:80.

Fig. 10. Gleichfalls ein Sagittalschnitt, etwas mehr median als der in der Fig. 9 abgebildete, durch den Globulus internus *(Gl.i)* und die vordere Wurzel *(R.a)*. 1:80.

Fig. 11. Horizontalschnitt durch das Gehirn von Allanthus scrophulariae ♀ unterhalb des Zentralkörpers. a = äußere Ganglienzellen der äußeren Markmasse *(M.m.e)* = la couche à noyaux, Viallanes. 1:80.

Fig. 12. Frontalschnitt durch den Kopf von Rhodites rosae ♀. Getroffen sind die lateralen Ocellen *(Oc)* und das Ganglion ocellare des mittleren Ocellums. 1:145.

Fig. 13. Horizontalschnitt durch den Kopf von Rhodites rosae ♀, unterhalb des Zentralkörpers durch die vordere *(R.a)* und innere Wurzel *(R.i)*. 1:235.

Fig. 14. Frontalschnitt durch das Gehirn von Sirex gigas ♀, etwas von hinten oben nach vorn unten. An der äußeren Markmasse des Lobus opticus *(M.m.e)* sind die 4 Schichten zu unterscheiden: a äußere Ganglienzellenschicht; b die Spindelschicht; c die innere Ganglienzellenschicht; d die innere Faserschicht. 1:52.

Fig. 15. Horizontalschnitt durch das Gehirn von Sirex gigas ♀, durch den unteren Teil des Zentralkörpers *(C.K)*. 1:52.

Fig. 16. Frontalschnitt durch das Gehirn von Ichneumon obsessor ♀. *K* = stark entwickelte Kommissur des äußeren *(Ca.e)* und des inneren Kelches *(Ca.i)*. 1:80.

Tafel 20.

Fig. 17. Horizontalschnitt durch das Gehirn von Ichneumon obsessor ♀, durch die unterhalb des Zentralkörpers *(C.K)* gelegenen Ocellarglomerulen *(Gl.oc)*. 1:80.

Fig. 18. Horizontalschnitt durch das Gehirn von Xylocopa violacea ♀. 1:35.

Fig. 19—23. Frontalschnitte durch Gehirne von

Fig. 19. Colletes davicranus ♀, 1:52.

Fig. 20. Xylocopa violacea ♀, 1:40.

Fig. 21. Osmia cornuta ♀, 1:40.

Fig. 22. Chalicodoma muraria ♀, 1:40.

Fig. 23. Megachile lagopoda ♀, 1:52.

Fig. 24. Anthidium septemdentatum ♀, 1:52.

Fig. 25. Andrena fulva ♀, 1:45.

Fig. 26. Halictus quadristrigatus ♀, *UT* = Unterer Teil des Fasciculus superior anterior, 1:52.

Tafel 21.

Fig. 27—31. Frontalschnitte durch die Gehirne von

Fig. 27. Eucera longicornis ♀, 1:52.

Fig. 28. Anthophora vulpina ♀, 1:40.

Fig. 29. Bombus agrorum ♀, 1:40.

Fig. 30. Psithyrus vestalis ♀, 1:40.

Fig. 31. Vespa vulgaris ♀, 1: 40.

Ueber das Bauchmark.

Von

B. Haller.

Hierzu Tafel 22 und 23 und 5 Figuren im Text.

A. Lumbricus.

Bei den Anneliden zeigt bekanntlich das Bauchmark sehr verschiedene phyletische Zustände, von denen die ursprünglichsten, noch an die Bauchstränge der nichtsegmentierten Vermiden erinnernden wohl bei den Sabelliden sich finden, die sekundärsten bereits arthropodenähnlichen aber unter anderen die Phyllodociden aufweisen. Denn ist auch bei den ersteren eine gangliös-segmentale Verdickung schon vorhanden, so sind die sie der Länge nach verbindenden Teile doch noch nicht ausschließlich kommissural und die beiden Bauchmarkshälften liegen noch weit auseinander, miteinander durch Querkommissuren zusammenhängend. Demgegenüber besteht bei den letzteren eine Verschmelzung der nun sehr ausgesprochenen Ganglien beider Seitenhälften, wodurch die Querkommissuren einbezogen wurden, gleichzeitig aber paarige echte Längskommissuren schon ausgebildet sind. Bei den Oligochäten geht dieser Zustand noch weiter und nicht nur sind bei ihnen die Grenzen beider Bauchmarkshälften durch das Verwachsensein völlig verschwunden, sondern auch die Längskommissuren wurden sekundär wieder einbezogen, indem die ganglienzellige Rinde das gesamte Bauchmark überzieht. Nur als geringe Verdickungen erweisen sich noch die ursprünglichen Ganglien, aus denen jederseits je zwei Nerven, die paarigen, also im gesamten vier, abgehen, aus dem Zwischenstück aber nur der jederseits unpaare Nerv abtritt.

Wohl dieser phyletischen Umwandlung ist es zuzuschreiben, daß die Ganglienzellen, soweit es sich nicht um kleine Zentralzellen handelt, zwar die durch die vollendete Ganglienbildung errungene monaxone Form beibehalten, daneben aber noch feinere

Netzfortsätze (sogenannte Dendriten) in großer Zahl von ihrem Körper abtreten lassen, wie ich dies schon früher ausführlich beschrieben habe (3). Freilich ist dieser letzte Zustand von den mit den neuen technischen Methoden Arbeitenden aus gewissen Gründen bis auf einzelne Zellen übersehen worden.

„Es ist der Bauchstrang von Lumbricus ein einheitliches Gebilde, das nicht, wie etwa bei den Polychäten oder Hirudinen, aus zwei bilateralsymmetrischen Teilen gebildet wird, sondern als ein einheitliches Ganzes zu betrachten ist und somit weder zwischen den sogenannten Ganglienknoten, das ist zwischen den unpaaren und den paarigen Nerven, noch zwischen jener Stelle, wo, nebenbei bemerkt, noch die sogenannten Querkommissuren sich vorfinden, in jederseits separierte Teile zerfällt, die . . . durch bindegewebige Separatscheiden voneinander getrennt werden“ (3, p. 78). Die Ganglienzellen nehmen mit Ausnahme der ganzen mediodorsalen Längsfläche, wo nur kleine Elemente in geringer Zahl sich finden, die gesamte Peripherie ein und besetzen auch die dorsale Fläche am vorderen Ende des Markes. Der zentrale Teil wird durch zwei obere und zwei untere Längsbündel, die das gesamte Mark durchziehen, sowie das quere Kommissurensystem zwischen den Nervenwurzeln gebildet und alles übrige vom zentralen Nervennetze ausgefüllt. Die Ganglienzellen sind von sehr verschiedener Größe und die kleinsten weisen das geringste Volum, das eine Ganglienzelle überhaupt besitzt, auf. Gibt es nun auch keine Kolossalzellen wie bei den Raubpolychäten, so sind in jedem Segmente je zwei mächtige, ventromedian gelegene Zellenpaare doch vorhanden.

Jene scheinbar unipolaren Zellen, welche bei ausgesprochener Ganglienbildung so kennzeichnend sind, kommen bei den Erdwürmern, wie gesagt, nicht vor und sind alle Zellen bei ihnen mehr oder weniger multipolar mit oft kräftiger Entfaltung eines Fortsatzes. Breite direkte Anastomosen zwischen Zelle und Zelle, wie u. a. im Pedalstrange der Mollusken, sind aber nur stellenweise vorhanden.

Ich betone dies hauptsächlich darum, da 3 Jahre nach meiner Arbeit über das Zentralnervensystem höherer Würmer eine Arbeit über das Lumbricusmark von Retzius (13) erschien, die sich auf Beobachtungen nach Golgischen Präparaten stützte und das ganze Verhalten bei Lumbricus in einem ganz andern Lichte erscheinen ließ.

Nachdem kurz vorher v. Lenhossék (8) im Bauchmark von

Lumbricus mit der GOLGIschen Methode den Ursprung von sensiblen Nerven feststellte, jenen Ursprung, den ich allerdings 2 Jahre vor ihm schon mit der Osmiumsäurebräunung als indirekten oder aus dem zentralen Nervennetze erfolgenden beschrieben hatte (3), v. LENHOSSÉK aber durch die GOLGIsche Schwärzung erfolgreicher zu ermitteln vermochte, wandte auch RETZIUS das schon durch NANSEN (12) für Achordaten gebrauchte GOLGIsche Verfahren mit bestem Erfolge an.

Die feinsten Nervenfasern sind auch nach RETZIUS sensorische, die dicken motorische. Die weiteren Ergebnisse faßt dann RETZIUS in folgenden zwei Punkten zusammen (l. c. p. 14 und 15).

„1) Die motorischen Nervenzellen liegen sämtlich in den Ganglien des Bauchstranges und senden ihre mehr oder weniger dicken Stammfortsätze, unter Abgabe zahlreicher, verzweigter Nebenfortsätze zur Punktsubstanz der Ganglien, durch eines der Nervenpaare nach der Peripherie, wo sie zur Muskulatur Aeste abgeben und sich in solche auflösen, die verzweigt oder mit feinen, knotigen Enden an den Muskelfasern frei endigen. Man kann nach der Lage der Ganglienzellen im Ganglion verschiedene Gruppen derselben unterscheiden, von denen einige ihren Stammfortsatz zu den Nerven derselben Seite, andere zu denen der entgegengesetzten Seite schicken (vgl. v. LENHOSSÉK). In jedem Ganglion gibt es eine[1]) multipolare Zelle, deren Bedeutung mir dunkel geblieben ist . . . .

2) Die sensiblen Nervenfasern sind, wie v. LENHOSSÉK entdeckt hat, Stammfortsätze von Zellen, welche in der Haut, in der Epidermis (Hypodermis) belegen sind. Die sensiblen gehen nach Abgabe von Seitenästen (Nebenfortsätzen) ohne Teilung direkt durch die drei Nervenpaare der Ganglien in den Bauchstrang hinein, spalten sich dort sogleich und senden, wie dies alles v. LENHOSSÉK beschrieben hat, einen Teilast nach vorn und einen nach hinten hin. Diese Teiläste setzen sich jedoch nicht alle, wie dieser Forscher meint, in die Nachbarganglien fort, sondern der eine oder der andere endigt nicht selten schon früher, zuweilen nur nach kurzem Verlauf. Die Endigungsweise ist nicht nur ein spitzes Auslaufen, wie v. LENHOSSÉK glaubt, sondern das Ende der Faser ist in der Regel etwas knotig-varikös, . . . nicht selten etwas verzweigt . . . Die sensiblen Fasern sind zu Stämmen oder Strängen geordnet, von denen ich jederseits drei unterscheiden konnte. Von

1) Gesperrt durch mich.

diesen ist einer stärker als die anderen beiden, und in ihm strömt durch den vorderen Ast des Doppelnerven jederseits die relativ größte Menge der sensiblen Nerven hinein, aber auch durch die andern Nerven dringen zahlreiche sensible Fasern in den Bauchstrang hinein. Eine Verbindung der verschiedenen Stränge oder Bündel scheint in dem Bauchstrang nicht vorzukommen.“ Streng geschieden sind die beiderseitigen sensiblen Strangsysteme voneinander aber nicht, „denn hier und da sieht man in das Mittelfeld Fasern von den beiden Körperhälften hineinziehen, die sich berühren und sogar dort kreuzen“. Die Netz- oder Dendritenfortsätze sind verschieden lang, können auch auf die anderseitige Markhälfte übertreten und sich hier wie drüben T-förmig teilend, öfter sogar zwei Markknoten durchsetzen. Stets geben aber die zu peripheren Fasern werdenden Fortsätze wieder unter T-förmiger Teilung kürzere oder längere Nebenäste, sogenannte Dendriten ab.

Indem ich nun hier kurz das Wesentlichste der Retziusschen Ergebnisse angeführt zu haben glaube, möchte ich gleich darauf hinweisen, daß nach diesen Studien die Form der Ganglienzellen des Erdwurms nun anders erscheint, wie nach meinen 3 Jahre vorher mit der Osmiumsäurebräunung erzielten Ergebnissen. Sie sind bis auf wenige monaxon geworden, die multipolare Form ist verschwunden, ohne daß Retzius auch nur mit einem Worte meiner Ergebnisse gedacht hätte. Die Wahrheit ist aber, daß das, was Retzius infolge der Golgischen Methode gesehen hat, ich infolge der Osmiumsäuremethode nicht erkannte, was aber ich sah, das blieb Retzius verborgen. Oder mit anderen Worten, beide haben wir zu einseitig gearbeitet, der spätere Forscher hätte aber darauf Rücksicht nehmen müssen. Aus der vorliegenden Arbeit geht dies klar hervor.

Einen wichtigen Bestandteil des Oligochätenbauchmarkes bilden die drei Kolossalfasern. Schon von Beginn an waren die Meinungen über diese Fasern geteilt und bildeten dieselben einen Zankapfel eigener Art. Kowalewsky, Semper, Vejdovsky und J. Nusbaum sahen in diesen Gebilden „Neurochordröhren“ analog der Chorda dorsalis der Chordaten, während Langerhans, H. Schultze, Spengel und Vignal, sich anschließend an die Claparède-Leydigsche Auffassung, sie für „Nervenröhren“ erklärten. So stand die Sache bis 1886, wo Leydig (10) sich abermals auf den Gegenstand einließ, und zwar diesmal genauer auf den Bau dieser Gebilde als zuvor (9) achtete. Er unterscheidet ein

„zentrales Faserbündel“ an diesen Gebilden und eine „breite Myelinscheide“ um sie. Wie er betont „hebt sich ein Zug von körniger Achsensubstanz im Querschnitt der Riesenfaser ab, wobei die Körnchen, wenn scharf und bei starker Vergrößerung ins Auge gefaßt, nicht rein rundlich sich darstellen, sondern eine eckig ausgezogene Form haben“ und es ist „ein allerfeinstes Netzwerk zugegen, zu denen diese Punkte gehören“. Dieses Netz ist das Spongioplasma und liegt im Hyaloplasma, denn ein mit Kernen versehenes Gerüstnetz — Spongioplasma — nimmt die homogene Nervensubstanz — Hyaloplasma — in die übrigen Räume auf und bildet die derberen Begrenzungen der Nerven; daneben bestehen noch damit verbundene äußerst feine Schwammmassen in den Riesenfasern, ja es scheint sogar als ob die Streifen und Punkte des Achsenstranges auch hierzu Bezug hätten.“

Hier setzen nun FRIEDLÄNDERS (2) und meine eigenen (3) Ergebnisse ein. Nach FRIEDLÄNDER entspringen die Kolossalfasern aus Ganglienzellen. Die durchaus nicht großen Ganglienzellen der beiden seitlichen Fasern liegen am hintersten Ende des Bauchmarkes ventro-lateral und sind wenig disponiert zur Tinktion. Aber auch noch andere Ganglienzellen hängen mit den Kolossalfasern zusammen, denn dort, „wo der Doppelnerv entspringt, liegt auf jeder Seite je eine Ganglienzelle von dem gleichen Typus wie die am hinteren Körperende“, doch immerhin etwas größer. Einen ihrer Fortsätze sendet jede dieser Zellen in die gleichseitige laterale Kolossalfaser. Diese verbinden sich zuvor durch eine Queranastomose, aus welcher ein Ast sich mit dem medianen Kolossalnerven verbindet. Für wahrscheinlich hält FRIEDLÄNDER „eine Verbindung des Anastomosenkomplexes mit den Wurzeln des Doppelnerven“. „Oeffnungen der Nervenkanäle, sowohl der medianen wie der lateralen finden sich im Niveau des Nervenabganges und es wäre darum möglich“, meint FRIEDLÄNDER, daß gerade hier die Verbindung der Kolossalfasern mit den peripheren Leitungsbahnen stattfindet. Außerdem geben die lateralen Kolossalfasern noch andere, auf ihr weiteres Verhalten nicht festgestellte Aeste ab, bis sie sich nach vorne zu allmählich verschmälernd verlieren. Auch die mittlere Faser gibt solche Aeste, wie sie die lateralen besitzen, ab. Mit dem Gehirn sollen die Kolossalfasern aber nicht zusammenhängen.

Nach meinen Beobachtungen besitzen die Kolossalfasern keine eigene Nervenhülle, sondern liegen innerhalb der Neurogliahülle und die seitlichen hängen wohl mit der mittleren Faser stellen-

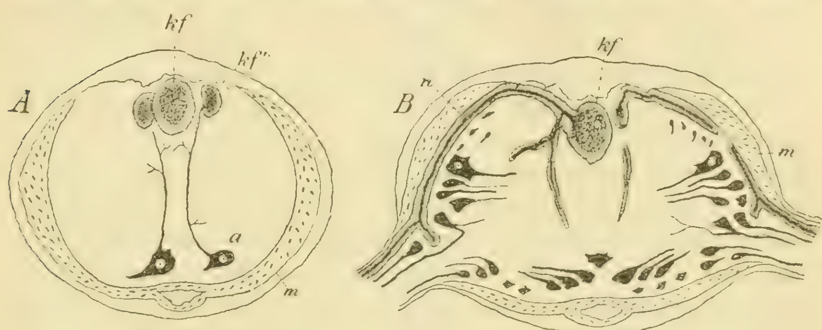
weise zusammen. Sie geben während ihres gesamten Verlaufes feinste Aeste ab, die mit dem ventralen Nervennetze zusammenhängen. Mit Berücksichtigung der für die nervöse Natur dieser Fasern wichtigen Befunde FRIEDLÄNDERS, habe ich dann ihr Verhalten so aufgefaßt, daß diese kolossalen Nervenfasern „teils mit Ganglienzellen, teils mit dem zentralen Nervennetze zusammenhängen, und daß sie außerdem aber auch noch dickere Aeste abgeben, von denen wenigstens ein Teil als periphere Nervenfasern abtritt“. War letzteres auch eine bloße Wahrscheinlichkeit, so standen die beiden ersten Verhältnisse, das Verhalten der Kolossalfasern zu Ganglienzellen und dem zentralen Nervennetze so sicher, daß man mit Recht annehmen dürfte, daß an ihrer nervösen Natur nicht mehr gezweifelt werden würde. Allein dem war nicht so, denn da diese Kolossalfasern auf die GOLGIsche Methode nicht reagierten — und das mußten sie doch unbedingt, um Anrecht auf nervöse Eigenschaften zu erheben — wurden sie von dem kurzsichtigen Histologen v. LENHOSSÉK ganz entschieden für nicht nervös erklärt. Sie haben ja nach seinem Dafürhalten auch keine Aeste, laufen außerdem nach oral- wie analwärts spitz aus und FRIEDLÄNDERS Befund wie eben auch meine wurden ohne weitere Diskussion beiseite geschoben. Und diesem oberflächlichen Verhalten schließt sich der erfahrene RETZIUS (l. c.) kurzweg an, wenngleich er auch aus Vorsicht sich so ausdrückt, daß die „Kolossalfasern kaum wie andere Nervenfasern aufgefaßt werden können“, denn „nie sieht man dieselben sich verzweigen, nie aus Zellen entspringen“, wie ich hinzufügen möchte, auf GOLGI-Präparaten. Und was sie daraufhin nicht zeigen, darf eben nicht vorhanden sein, folglich sind die FRIEDLÄNDER-HALLERschen diesbezüglichen Befunde unberücksichtigt zu lassen!

Mit der Mitteilung der eigenen neuen Beobachtungen möchte ich aber, gleich anschließend an diese historische Zusammenfassung über die Kolossalfasern, sogleich mit diesen beginnen.

Vorher möchte ich aber bezüglich der Form des Bauchstranges eine Bemerkung machen. Es ist die Form des Bauchstranges bei den verschiedenen Arten nicht immer dieselbe, denn oft ist das Bauchmark dorsoventral abgeplattet, so daß der Querschnitt dann etwas anders erscheint als bei den Arten mit fast drehrundem Bauchmark, welche Form sich nur am Abgang der paarigen Nerven etwas abflacht. Erstere Form fand ich bei L. agricola HOFFM. und bei L. terrestris L., (Fig. 2, 3), letztere bei Lumbricus communis HOFFM. (Textfig. 1).

Da sehe ich denn auch ein etwas anderes Verhalten bezüglich der Kolossalfasern, denn während diese bei den Formen mit abgeplattetem Bauchstrange in die dicke Nervenhülle nach dorsalwärts zu stark eingeschoben sind, liegen sie bei den Formen mit drehrundem Bauchstrang ganz außerhalb dieser und somit im Bauchmark selbst, wodurch jenes vielfach durchbrochene Septum der Nervenhülle zwischen den Kolossalfasern in Wegfall gerät. Ein Vergleich der angeführten Abbildungen vergegenwärtigt diesen Zustand am besten.

Die Form der mittleren Kolossalfasern ist bei den Arten mit abgeflachtem Bauchstrang stets drehrund, jene der beiden Seitenfasern, wie ich dies schon seinerzeit berichtete, etwas wie drei-



Textfig. 1. Lumbricus communis Hoffm. Zwei Querschnitte durch das Bauchmark, A etwas hinter dem Abgange des unpaaren Nerven, B durch die Wurzel eines vorderen der paarigen Nerven. Nach Methylenblaupräparaten.

eckig im Querschnitt. Bei den Arten mit drehrundem Bauchstrang sind alle drei Fasern im Querschnitt etwas oval, wobei die längere Achse des Querschnittes dorsoventral gerichtet ist.

Auf Methylenblaupräparaten erscheint jede Kolossalfaser axial sehr hell oder blaßblau bis hellviolett, die Rindenlage farblos, also ganz hell. Dieser Umstand ermöglicht es, die Kolossalfasern und ihre gröberen Aeste auf Schnitten gut zu verfolgen. Dann erscheinen diese Fasern etwa so wie markhaltige Fasern von Chordaten, wodurch sie sich von ihrer blauen Umgebung gut abheben. Mit Blutgefäßen sind sie aber eben wegen ihrem Achsenteil nicht gut zu verwechseln.

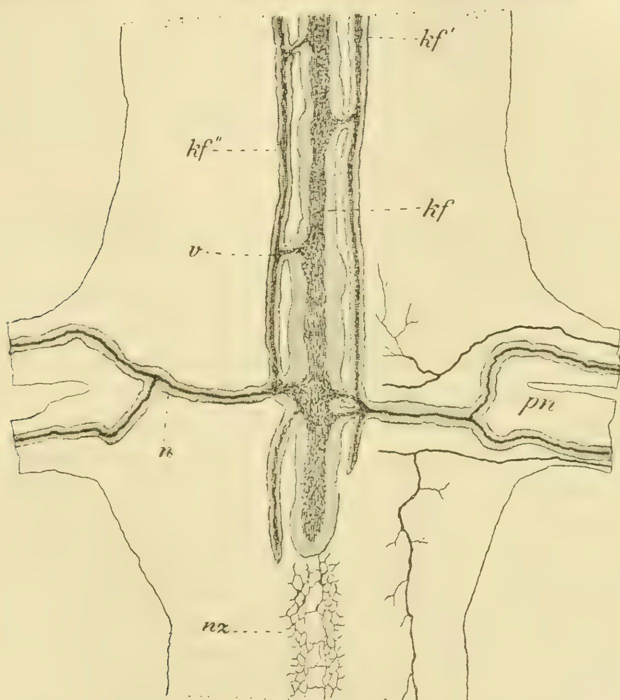
Stets ist der Durchmesser der Fasern insofern ungleich, als der der mittleren jenen der seitlichen Fasern um das 2—3-fache übertrifft. Ganz oralwärts werden sie aber alle drei immer schmäler,

indessen an dem analen Ende des Bauchmarkes die mittlere Faser an Dicke ab-, die seitlichen aber so lange zunehmen, bis sie den gleichen Umfang des mittleren erreichen (Fig. 7). Dieses Verhalten scheint bisher nicht berücksichtigt worden zu sein.

Wie das von früher her schon bekannt ist, fehlen an manchen Querschnitten von Serien die seitlichen Fasern, womit gleichzeitig die mittlere breiter ist, oder doch seitliche Auftreibungen zeigt. Schon früher hatte ich dies so aufgefaßt, daß an solchen Stellen die beiden Seitenfasern mit der mittleren Faser verwachsen sind. Oft aber fehlt im Querschnitte nur die eine Seitenfaser, kommt dann nach mehreren Querschnitten zum Vorschein, dann fehlt aber hier dafür die anderseitige. Dies zeigt, daß die Verschmelzung der beiden Seitenfasern mit der Mittelfaser nicht immer auf gleicher Stelle erfolgt. Doch mußten, um über diese Verhältnisse volle Klarheit zu verschaffen, auch Längsschnitte verfolgt werden, denn Totalpräparate erwiesen sich infolge der starken Durchfärbung der Bauchmarkscheidenmuskulatur, selbst nach bester Aufhellung in Xylol oder Glyzerin, für diese Zwecke als völlig unbrauchbar. Wenn aber das Bauchmark mit der unteren Körperwand in Zuhammenhang gelassen, auf eine Korkplatte mit Nadeln befestigt, nach der Durchfärbung in Methylenblau in Ammoniummolybdat und nachher Alkohol gelegt wird, so erhält sich das Bauchmark genügend gerade, um selbst über mehrere Knoten den Schnitt führen zu können. Solche Längsschnitte, mögen sie nun sagittal oder horizontal geführt sein, sind dann sehr belehrend, letztere selbstverständlich mehr als erstere. Sie wurden durch die Querschnittserien ergänzt. Freilich müssen, was ja selbstverständlich ist, lückenlose Serien vorliegen, obgleich bei der noch immer ansehnlichen Dicke von Methylenpräparaten mehr als fünf Schnitte über die Kolossalfaser im besten Falle nicht geführt werden können.

Nach drei aufeinander folgenden Horizontalschnitten habe ich die Abbildung Textfig. 2 angefertigt. Man sieht auf dieser die mittlere Kolossalfaser *(kf)*, die streckenweise dünner, dann wieder etwas dicker und somit von mehr oder weniger welliger Umrandung ist. Weniger veränderlich ist die Dicke der Seitenfasern *(kf', kf'')*, was alles übrigens auch Querschnittserien zeigen. Die linke Seitenfaser hängt hier durch die kurzen Brücken *(v)* an drei Stellen mit der Mittelfaser zusammen, die rechte an zweien. Bis auf die eine Stelle, an der die Seitenäste *(n)* abgehen, waren aber diese Verbindungen der beiderseitigen Seitenfasern mit der

Mittelfaser nicht an gleicher Stelle, sondern lagen ziemlich weit auseinander, doch ist auch der Fall ebenso häufig, daß die Verbindungen an gleicher Stelle sich finden, wie auf der Abbildung an der Stelle der abgehenden peripheren Faser. Diesbezüglich sind aber viele Möglichkeiten in einem gegebenen Rahmen vorhanden, denn es können auch förmliche netzförmige Verbindungen zwischen der Mittel- und den Seitenfasern bestehen.



Textfig. 2. Lumbricus terrestris. Der mediale Kolossalnerv *(kf)* mit den seitlichen *(kf', kf'')* nach drei horizontalen Längsschnitten gezeichnet (Methylenblaupräparate). *v* Verbindung zwischen medialer und der linken Lateralfaser. *n* peripherer Nervenfaserast der Kolossalnerven. *pn* paarige Nerven. *nz* Nervennetz.

Wo der Zusammenhang der Fasern untereinander sich vorfindet, geht der blasse Achsenteil kontinuierlich durch die Brücke zur anderen Faser über, wie denn auch der scheinbare Markmantel nie unterbrochen ist.

Die abgehenden peripheren Nerven aus der mittleren Kolossalfaser finden sich ausschließlich nur an der Stelle der stärksten Verdickung des Bauchmarkes, also an der Wurzel der paarigen

Nerven. Der abgehende Ast *(n)* liegt dorsal genauestens unter der Nervenhülle, und dort, wo dorsolateral sich schon größere Ganglienzellen im Bauchmarke vorfinden, zwischen diesen und der Nervenhülle (Textfig. 1 B, *n*). Es beschreibt somit der periphere Ast entsprechend der Krümmung der Bauchmarkoberfläche bei den verschiedenen Arten der Gattung Lumbricus einen mehr oder weniger gekrümmten Bogen, bevor er die Wand der paarigen Nerven erreichen würde; dabei erfolgt keine Schlängelung. An der Wurzel des paarigen Nerven angelangt, teilt sich jedesmal der periphere Ast der mittleren Kolossalfaser in zwei Unteräste, und während dann der eine Teilast, gewöhnlich ganz dorsal gelegen, sich in den einen der paarigen Nerven derselben Seite fortsetzt, macht der andere, allerdings nicht immer, einige Schlängelungen, bevor er in die Wurzel des andern gleichseitigen Nerven eintritt. Dabei ist während des ganzen Verlaufes des peripheren Astes nirgends zu beobachten gewesen, daß sogenannte Kollateralen von ihm abgezweigt wären, was doch bei den anderen peripheren Nervenfasern, von denen sich jene eben durch das scheinbare Mark gut unterscheiden, stets der Fall gewesen ist (s. rechts auf Textfig. 2). Es wird die scheinbare Markhülle beibehalten bis in die paarigen Nerven hinein, wie weit aber sie sich dort noch so verhält und überhaupt wohin diese Fasern zur Innervierung sich begeben, habe ich nicht verfolgt, vermute aber, daß sie sympathischer Natur sind, wie blasse Fasern überhaupt.

Mehr als einen Teilast erhält kein peripherer Nerv von dem Hauptast und auch nicht von den Kolossalfasern, darüber habe ich mich an sehr vielen Schnitten überzeugt. So wenig als dies der Fall ist, so wenig besteht zwischen den unpaaren Nerven eine periphere Abzweigung von den Kolossalfasern her, denn die unpaaren Nerven erhalten von ihnen keine peripheren Aeste, nur die paarigen. Zwischen je zwei paarigen Nervenpaaren der Länge nach bestehen dafür zahlreiche Verbindungen zwischen den drei Kolossalfasern.

Sowohl an dem oralen als auch an dem analen Ende des Bauchstranges zerfällt jede Kolossalfaser in zahlreiche Aeste. Die mittlere Faser gabelt sich zuvor oralwärts zwischen den beiden Cerebralkommissuren und erst diese Gabeläste, die bereits in der Wurzel der Kommissuren liegen, zerfallen in Unteräste. Die beiden Gabeläste gelangen somit in dieser Form nicht in die Cerebralkommissuren. Ich habe sowohl an Querschnitten als auch an Längsschnitten über die Kommissur nach so einem Verhalten

gesucht, ohne es finden zu können, dafür aber konnte ich wahrnehmen, daß einzelne — vielleicht zwei bis drei — Teiläste in die Kommissuren gelangen und in diesen bis in das gleichseitige Cerebralganglion ziehen. Dies steht außer Zweifel, denn obgleich selbst auf den besten Längsschnittserien eine solche Faser wegen ihrer Schlängelung im Kommissurenbündel nicht bis in das obere Schlundganglion verfolgt werden kann, so findet man diese infolge ihres bezeichnenden Aussehens überall in der Kommissur bis in das Gehirn hinein. Dort teilen sich diese Fasern und ihre Aeste stehen entweder mit dorsolateralen Ganglienzellen des Gehirns in direkter Verbindung oder aber sie lösen sich im zentralen Nervennetze des Ganglions auf. Fasern, die durch die Cerebralkommissur in das anderseitige Ganglion gelangt wären, habe ich nicht beobachtet.

Somit stehen die beiden Seitenfasern mit der mittleren Kolossalfaser in vielfacher Verbindung, und diese Verbindungen können stellenweise Netzform annehmen. An solchen Verbindungen treten die peripheren Aeste für die paarigen Nerven von der mittleren Faser ab, womit auch der Zusammenhang mit der jederseitigen Seitenfaser gegeben ist. Aber es gehen auch noch andere Aeste aus jenen Verbindungen ab, die senkrecht nach unten zu ziehen. Auf Textfig. 1 B ist rechts eine solche Faser außer Zusammenhang, links aber in direktem Zusammenhang mit der abgehenden Wurzel des peripheren Astes durch den Schnitt getroffen. Diese senkrecht nach unten ziehende Faser gibt aber noch einen Seitenast ab. Diesen Seitenast habe ich dann auf den übrigen Schnitten der Serie verfolgt, aber ohne ihn mit kleineren Ganglienzellen der lateralen Lage in Zusammenhang getroffen zu haben, sondern dieser Ast löst sich im zentralen Nervennetz auf. Anders verhält sich der senkrechte Ast auf beiden Seiten, denn diese traten jedesmal mit ventralen Ganglienzellen in direkten Zusammenhang.

Bevor dieser Zusammenhang besprochen werden soll, möchte ich zuvor den feineren Bau der Kolossalfasern erörtern. Wie schon mitgeteilt war, faßte Leydig den feineren Bau dieser so auf, daß ein Spongioplasma um die Faser herum besteht, diese dann feine Fäserchen in die Achsenmasse der Faser entsendet und mit dem sich dort findenden Spongioplasma in Zusammenhang tritt, alles andere aber, was sich nicht färbt, Hyaloplasma ist. Ich hatte mir vom Bau der Kolossalfasern ein anderes Bild gemacht, ich sagte nämlich, die Riesenfaser sei im Leben eine ausgedehntere der Quere nach als auf Präparaten — was ja auch öfter er-

kenntlich war — an denen fast immer eine gewisse Schrumpfung sich einstellt. Es würde dann im Leben die Faser auch jenen Teil ganz ausfüllen, der auf Schnitten das Mark vortäuscht und aus dieser Faser gehen zahlreiche feinste Aeste ab an das die Fasern allseitig umspinnende zentrale Nervennetz.

Nach neueren Studien an Methylenblaupräparaten möchte ich diese Ansicht, die im ganzen und großen zutrifft, doch etwas ergänzen. Die Neuroglia färbt sich im allgemeinen nur ausnahmsweise etwas blaßblau, wie ich dies in einer kurz vorher erschienenen Mitteilung (5) für die Chordaten erörterte und früher schon für das Gehirn von Tracheaten (6) geschildert hatte, bleibt aber sonst vielfach fast ungefärbt, besonders beim Erdwurm. Durch ihren Glanz läßt sie sich aber an Stellen, an denen das nervöse Gewebe fehlt oder doch zurücktritt, gut erkennen, wie sie denn manche andere Färbemittel, so Hämatoxylin, färben. Hinten, am analen Ende des Lumbricusmarkes kommt es vor, ob stets, weiß ich nicht, daß um zwei aneinander liegende Kolossalfasern das zentrale Nervennetz weicht und dann auf Methylenblaupräparaten zwei solche Kolossalfasern wie in einer mächtigen gemeinsamen Scheide zu liegen scheinen. So die mittlere Faser mit der rechten seitlichen *(kf')* auf der Fig. 7. Die scheinbar gemeinsame Scheide *(ng')* ist dann ganz hell und besteht aus einem ungemein weitmaschigen Netz, dem nur stellenweise und spärlich Kerne einlagern. Dieses Netz adhäriert an den Kolossalfasern an einer dünnen glialen Scheide, die diese zwar allseitig umgibt, aber eigentlich vielfach durchbrochen ist und somit aus einem dichten Maschenwerk von Neuroglia, einem Netz besteht. Es besitzen somit die Kolossalfasern eine Neurogliascheide um sich, was ich früher nicht wußte, und diese Scheide hängt mit dem allgemeinen Neuroglianetze zusammen oder besser gesagt, ist nur ein Teil desselben.

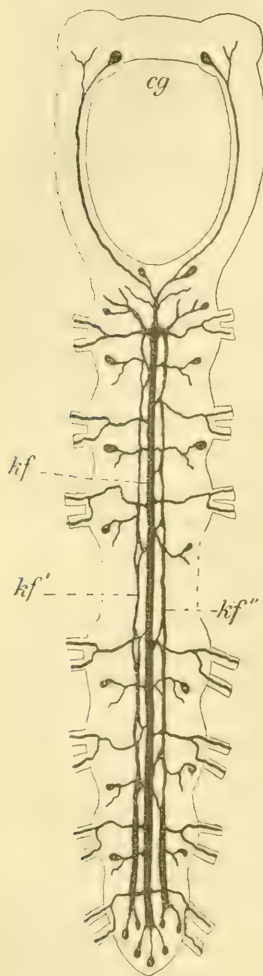
Was nun die Kolossalfasern selbst betrifft, so ist jene Scheide um sie, welche, den blassen Achsenteil überall umgebend, diesen Fasern ein so kennzeichnendes Aussehen gibt, ein bloßes Kunstprodukt, dadurch entstanden, daß die im Leben diese scheinbare Scheide fast völlig ausfüllende Nervensubstanz sich bei der Härtung zusammenzieht und den zwischen ihr und der Neurogliascheide sich befindenden Raum freilassend, diese auf diese Weise stark vermehrt. Besonders bei der Methylenblaubehandlung ist infolge der raschen Wasserentziehung eine Schrumpfung geradezu unvermeidlich.

Die Neurogliascheide sendet viele netzartig verzweigte Stützfasern an die Nervenfaser, die sich dann an diese fest anlagern und offenbar dazu dienen, um die Kolossalfaser gewissermaßen zu fixieren in ihrer Lage. Diese Verbindungen müssen im Leben sehr kurz dann aber höchst dehnbar sein, denn man findet sie als lange dünne Fäden an den Präparaten (Fig. 6 *ng*) in dem Raum zwischen der Neurogliahülle *(ngh)* und der Nervenfaser ausgespannt, und auf diese Weise die Scheinhülle durchziehend. Die Räume in dem so gebildeten Netze, in dem Scheinmarke haben indessen gar keinen Inhalt, sonst müßte man etwa ein Gerinnsel sehen. Die Nervenfasern sind meist im Querschnitt sternförmig geschrumpft und die so gebildeten Fortsätze, manchmal unter sich sogar Verbindungen eingehend, reichen bis an die Neurogliahülle (Fig. 7), außerhalb dieser dann mit dem gleichfalls blau gefärbten zentralen Nervennetze sich verbindend (Fig. 6). Dieser früher schon von mir angegebene Zusammenhang besteht somit zu vollem Recht, doch liegt das zentrale Nervennetz — so fein es auch ist, doch immer aus Filarmasse, dem Neuropil und Hyaloplasma bestehend — außerhalb der Neurogliascheide und mag nur ausnahmsweise bei der Schrumpfung auch etwas in den Scheidenraum gelangen.

Was nun die eigentlichen Kolossalfasern betrifft, so sind sie, wie ja aus der starken Schrumpfung hervorgeht, äußerst labil, doch bin ich, da ich keine eigentliche Fibrillenfärbung vorgenommen habe, bei meinen Angaben auf die Methylenblaupräparate angewiesen, von denen ich für diesen Zweck manche Schnitte recht dünn hielt. Jedesmal erscheint dann auf Querschnitten die blaue Masse sehr fein gekörnt, doch erweisen sich diese Körner auf Längsschnitten als feinste Fasern, die sich zu Längsnetzen zusammensetzen (Fig. 6 *n*). Dabei wird die Zwischensubstanz zwischen ihnen, das Hyaloplasma nämlich, etwas heller gefärbt. Ein gleiches Netz zeigt sich auch in den Aesten der Hauptfasern (Fig. 7 links). Aber dieses feine Filarnetz ist wohl eines der zartesten, die sich irgendwo in Nervenfasern vorfinden.

Somit treten aus den Kolossalfasern eine sehr große Zahl feinster Fäden, die Gliahülle durchsetzend, mit dem zentralen Nervennetz in Zusammenhang, wobei unter ihnen sich auch kräftigere vorfinden (Fig. 5 rechts), und mit solchen kräftigeren, doch immer noch nicht allzustarken Fasern verbinden sich, wie wir das gleich sehen werden, auch Ganglienzellfortsätze. Außerdem aber entsendet die Kolossalfaser auch kräftigere Aeste, die,

versehen mit dem Scheinmark, entweder in dem zentralen Nervennetz entfernterer Stellen des Bauchmarkes sich auflösen oder zu peripheren Fasern werden oder aber, als dritte Möglichkeit, sich mit Ganglienzellen verbinden.



Textfig. 3. Schematische Zusammenstellung des Verhaltens der Kolossalfasern im Bauchmarke des Erdwurmes. *kf* mittlere, *kf'*, *kf''* seitliche Fasern. *cg* Cerebralganglion.

Damit wären wir bei der direkten Verbindung der Kolossalfasern mit Ganglienzellen, die zuerst Friedländer feststellte, angelangt. Gleich Friedländer sehe auch ich den Zusammenhang der Kolossalfasern nur mit ventral gelegenen Ganglienzellen. Wie ich und Friedländer beschrieben haben, gibt es, aber nur stellenweise, ein neurogliales durchlöchertes Septenpaar, im Bauchmarke, das von den Kolossalfasern senkrecht nach ventralwärts zieht. Diesen Weg halten für gewöhnlich auch die Verbindungen zwischen Riesenfasern und Ganglienzellen ein; sie sind entweder dickere oder dünnere. Erstere sind kenntlich an dem Scheinmark, letzteren fehlt dieses. Im großen und ganzen wäre dies aber doch kein prinzipieller Unterschied zwischen ihnen. Friedländer meint, die Ganglienzellen, mit denen die Verbindung der Kolossalfasern besteht, seien ganz eigener Art und zeichnen sich den anderen gegenüber durch ihren blassen Körper aus. Demgegenüber muß ich bemerken, daß ich solche, durch dieses Merkmal gekennzeichnete Ganglienzellen nicht finden konnte und daß die Verbindungszellen den übrigen im Marke völlig gleich sind. Zumeist sind es, wie dies auch Friedländer hervorhebt, nicht besonders große, bloß mittelgroße Zellen, die mit den Kolossalfasern zusammenhängen, ihrer Lage nach lateroventrale oder ventrale, doch gibt es auch große Zellen, die dies tun, die größten im Bauchmarke des Erdwurms. Denn auch die in ganz bestimmter Lage sich findenden großen Mittelzellen tun dies

(Fig. 3 *a*). Ich glaube indessen, daß diese je zwischen jedem Nervenwurzelpaare der beiden Seiten, also sowohl der unpaaren als der paarigen Nerven, je zu zweien gelegenen (Fig. 1 mit Rot) großen Mittelzellen, die nur mit der mittleren Kolossalfaser in Verbindung stehen, darum nicht ausschließlich von den Kolossalfasern abhängig sind, denn sie geben auch periphere Fasern ab.

Die Verbindungen zwischen den ventralen Zellen und der mittleren Kolossalfaser halten gewöhnlich jenen Weg ein, wie ich schon sagte, den die dorsoventralen Neurogliasepten begehen (Textfigur 1 B), und im Falle die zwei großen Mittelzellen nebeneinander gelegen sind, geschieht dies auch so (A *a*), sonst aber können diese Verbindungen zwischen jenen parallelen Wegen gelegen sein. Dies gilt dann in dem Falle, daß die großen Mittelzellen hintereinander liegen (Fig. 3 *a*), oder daß Verbindungszellen sonst median liegen. Auf einem Sagittalschnitt (Fig. 5) zog einer der beiden vertikalen Fortsätze einer gewöhnlichen großen Zelle nach oben, gab dann dort einen Netzast oder sogenannten Dendriten ab und verband sich mit der Fortsetzung des Ausläufers mit der mittleren Kolossalfaser *(kf)*. Für gewöhnlich ist aber die Sache anders. Wie dies auf Fig. 3 gezeichnet ist, zieht der vertikale Fortsatz (diesmal liegt eine der großen Mittelzellen mittelständig) nach oben und zerfällt hier unter der mittleren Kolossalfaser in mehrere Aeste, die sich dann mit Aesten lateral gelegener Ganglienzellen *(c')* unter der mittleren Kolossalfaser zu einem sehr charakteristischen weitmaschigen und groben Nervennetz verbinden. Erst aus diesem erfolgt die Verknüpfung mit der mittleren Kolossalfaser. An diesem Netz nimmt in diesem speziellen Falle auch ein Fortsatz einer lateroventralen mittelgroßen Zelle *(a')* Anteil.

Jenes grobe Netz ist somit von einiger Bedeutung bezüglich der ventralen Verbindung der mittleren Kolossalfaser, und ist auch auf horizontalen Schnitten auffällig, und ich habe es darum auf Textfig. 2 auch eingezeichnet *(nz)*.

Nach meiner Erfahrung erfolgt somit eine Verbindung mit Ganglienzellen im Laufe des Bauchmarkes eigentlich nur mit der mittleren Kolossalfaser. Anders an dem oralen und analen Ende des Bauchmarkes, wo die Verbindungen mit Ganglienzellen der Kolossalfasern FRIEDLÄNDER beobachtet hat, denn an beiden Stellen treten auch die beiden Seitenfasern mit Ganglienzellen in Verbindung.

Fassen wir nun dasjenige zusammen, was durch FRIEDLÄNDER und in vorliegender Arbeit über die drei Kolossalfasern des Erdwurms ermittelt wurde, so erhalten wir folgendes Bild: Die drei Kolossalfasern stehen durch Netzverbindungen oder kurzen Brücken untereinander in fortwährendem Zusammenhange und geben aus sich periphere Aeste an die paarigen Nerven ab. Mit andern Aesten stehen sie mit dem zentralen Nervennetze und einer großen Zahl von Ganglienzellen in Zusammenhang, ja sogar mit den Cerebralganglien. Dies ist auf dem Schema Textfigur 3 übersichtlich zusammengestellt. Auf ihre Bedeutung für den Bauchmarksbau mögen die Kolossalfasern weiter unten noch gewürdigt werden.

Bezüglich der Anordnung der Ganglienzellen im Bauchmarke möchte ich das wiederholen, was ich schon vor 20 Jahren gesagt hatte, daß sie nämlich von sehr verschiedener Größe sind. „Die kleinsten erreichen das geringste Volum, was eine Ganglienzelle überhaupt aufweist. Diese kleinen Zellen finden sich an der dorsalen Seite des Bauchmarkes“ und somit ist diese Seite nur von größeren Ganglienzellen frei, „wo sie ununterbrochen von der einen Seite des Bauchmarkes unter der mittleren Kolossalfaser auf die andere übergehen, und somit ist diese dorsale Seite nicht frei von Ganglienzellen . . . . Es sind stets multipolare Zellen mit den für die Ganglienzellen, besonders der Oligochäten, so charakteristischen Zellkernen und deutlichen Kernkörperchen; mit einem Teil ihrer Fortsätze verbinden sie sich untereinander, der andere Teil aber löst sich bald nach dem Abgange in das Nervennetz auf“ (l. c. p. 79). Zwischen diesen kleinsten Ganglienzellen und den größten, den Mittelzellen, gibt es alle möglichen Größenübergänge. Obgleich für die meisten ein Hauptfortsatz kennzeichnend ist und solche Zellen dann die Birnform annehmen, so hielt ich schon früher die Multipolarität derselben für abgemacht, ich sagte darüber, daß ich zu der Ueberzeugung gelangt sei, „daß scheinbar unipolare Zellen, wie etwa bei den Polychäten oder den Hirudinen, hier überhaupt nicht vorkommen, und daß somit alle Ganglienzellen mehr oder weniger multipolar sind“. Dabei machte ich auf den besonderen Umstand aufmerksam, daß, während überall, wo multipolare Ganglienzellen sich finden, diese untereinander zahlreiche direkte Anastomosen eingehen, „sind solche mit Ausnahme jener dorsalen, multipolaren kleinen Zellen nur in den seltensten Fällen vorhanden“. Es sind wohl diese direkten Ana-

stomosen, wie ich für das Rückenmark neulich feststellte (5), zumeist in das gröbere Nervennetz aufgegangen.

Hier muß ich bezüglich jener kleinen multipolaren Ganglienzellen an meinen früheren Angaben nur die Aenderung vornehmen, daß sie unter den Kolossalfasern fast ganz fehlen. Sonst ist die Anordnung der Ganglienzellen aus den abgebildeten Querschnitten meiner zitierten Arbeit (Figg. 48, 49) zu ersehen, wie denn auch die Textfig. 1 B vorliegender Abhandlung diese Verhältnisse wiedergibt. Es liegen die größten Ganglienzellen in der nächsten Nähe der Nervenwurzeln, da sie es sind, die die peripheren, wohl motorischen Fasern aus sich abgeben. Solche große Zellen liegen dann bekanntlich gruppenweise beisammen, da die Hauptfortsätze solcher Gruppen gemeinsamen Zielen zustreben, und man könnte dann drei solche Gruppen jederseits unterscheiden: eine dorsolaterale (Fig. 2 schwarz), eine ventrolaterale und eine mediolaterale. Sind dann in diesen Gruppen auch alle Zellen durch einen besonders starken Hauptfortsatz, der dem Zentrum zu gerichtet ist, gekennzeichnet, so werden die Gruppen miteinander doch durch kleinere Zellen verbunden, bei welchen dieser Fortsatz mehr oder weniger zurücktritt bis zum völligen Schwund. Letztere Zellen sind es dann hauptsächlich, die, ohne periphere Achsenfaser zu besitzen, völlig mit ihren Fortsätzen im Zentralnervensystem aufgehen. Zwischen den Nervenwurzeln treten somit jene Zellgruppen mehr oder weniger zurück und die Zelllage wird durch die verschiedenen Zellformen diffuser.

Obgleich solche multipolare Ganglienzellen, die keinen Hauptfortsatz besitzen, also sogenannte Sternzellen, wie sie in der Großhirnrinde der Chordaten heißen, zumeist von geringer Größe sind, so finden sich ventromedian auch größere solche vor und die größten unter ihnen und allen Ganglienzellen des Bauchmarkes beim Erdwurm sind die großen, stark multipolaren Mittelzellen. Ich will mit der speziellen Beschreibung mit diesen beginnen, doch zuvor noch die Neurogliafrage kurz erörtern. Wie gesagt, liegen, soweit es nicht zur Gruppenbildung kommt, Ganglienzellen verschiedener Größe wirr durcheinander und auch Methylenblaupräparate zeigen (Fig. 4), daß sie dann untereinander durch das zentrale Nervennetz allseitig zusammenhängen. Dieses Netz gehört nicht zu den feinsten zentralen Nervennetzen und ist durch die Blaufärbung gerade so gut darstellbar, wie durch die nicht mehr moderne, für feinere Verhältnisse so wertvolle Osmiumbräunung. Ich hatte nun vor 20 Jahren das Vorhandensein einer

Neuroglia, mit Ausnahme der Gliahülle und des geringen median-paarigen Septensystems, bezüglich der verschiedenen Scheiden um die Längsfaserbündel sowie um den ganzen Faserkern innerhalb der Ganglienzellage, wie solche Netzscheiden für Polychäten und andere höhere Würmer bekannt sind und die ich ja am eingehendsten beschrieben hatte, verneint und ebenso das Vorhandensein eines Neuroglianetzes zwischen dem zentralen Nervennetze, das ich ja für höhere Würmer sonst feststellte. Für jene Scheiden verharre ich auch heute völlig auf meinem früheren Standpunkte, solche gibt es nicht bei Lumbricus für das andere Netz aber bin ich heute anderer Meinung. Bezüglich der Kolossalfasern habe ich ja die Neurogliascheide bereits oben beschrieben. Auf Methylenblaupräparaten ist die Neuroglia nicht bei allen Tierformen zu verfolgen, denn wenn sie sich überhaupt nach langer Einwirkung etwas rötlich färbt, wie im Rückenmark oder im Gehirn von Hymenopteren oder auch Dipteren, so bleibt sie im allgemeinen doch farblos, immerhin sieht man manchmal wenigstens einzelne Zellen (Fig. 4 *ng*), deren Kern blau ist, und welche Zellen nicht nervöser Natur sind. Dafür erhält aber wenigstens bezüglich der peripheren Teile, wie das oben schon mitgeteilt wurde, die Neuroglia einen Glanz wie sonst mit andern Reagentien nicht, vielleicht infolge des Ammoniummolybdates. Doch habe ich auch Hämatoxylinpräparate untersucht und nach alledem gefunden, daß die Neuroglia zwischen den Ganglienzellen ein Netz bildet, welches mit der Neurogliahülle des Bauchmarkes zusammenhängt. Ob jedoch dies Netz sich auch in das zentrale Nervennetz fortsetzt, habe ich nie sehen können, vielmehr glaube ich, daß es sich mit ihm verhält, wie ich es bei Serpuliden unter den Polychäten und anderen gefunden hatte (3): das Neuroglianetz besteht nur zwischen den Ganglienzellen und sendet bloß kurze Fortsätze in das zentrale Nervennetz. Hier hat es sich, wohl sekundär, zurückgebildet.

Nun möchte ich die Zustände der Ganglienzellen besprechen und in erster Linie die großen Mittelzellen behandeln. Ueber die Literatur vor meiner Wurmarbeit (3) über diese ventral gelegenen Zellen möge dort nachzusehen sein, hier möchte ich nur meine dort erreichten Ergebnisse über dieselben und die Beobachtungen von Retzius besprechen. Es liegen diese Zellen genauestens median ganz ventral im Bauchmark (Fig. 2 u. 3 *a*). Ich hatte von diesen Zellen festgestellt, daß sie durch je einen lateralen Fortsatz mit je einer lateral gelegenen kleinen sternförmigen Ganglienzelle direkt zusammenhängen, mit sehr vielen

anderen geringen Fortsätzen aber sich mit dem zentralen Nervennetz verbinden. Friedländer hatte dann vermutungsweise gesagt, diese Zellen würden wohl auch periphere Achsenzylinder abgeben, was mir aber damals nicht einleuchten wollte. Heute weiß ich es, daß er richtig vermutete.

Retzius, der nur für die große Mittelzelle die Multipolarität zugibt, läßt diese Ganglienzelle (14, p. 9) nur dicht vor dem Doppelnerven in der Einzahl gelten. Nach ihm schickt diese Zelle „ihre Fortsätze, drei bis vier an der Zahl, nach verschiedenen Richtungen hinaus; zuweilen biegen sich jedoch alle oder die meisten Fortsätze nur nach der einen Seite. Die meisten dieser Fortsätze verästeln sich reichlich, man sieht zuweilen ein so dichtes Büschel von Aesten, daß die Zelle und ihre Umgebung halb verborgen liegen“. Den Befund v. Lenhosséks, wonach man, wie schon Friedländer vermutete, einen Fortsatz dieser Zelle als periphere Faser im unpaaren Nerven sieht, konnte er zwar nicht bestätigen, doch will er ihn auch nicht bezweifeln.

Im Gegensatz zu Retzius muß ich behaupten, daß die ventrale große Mittelzelle stets paarig ist und nicht nur in der Querebene der Nervenwurzeln der paarigen Nerven, sondern auch in jener der unpaarigen sich findet, sonst aber nirgends. Die beiden Zellen können zwar auch übereinander liegen, wie ich dies seinerzeit sah und auch zeichnete (l. c. Fig. 46 u. 47), für gewöhnlich aber knapp voreinander, weshalb dann auf Querschnitten (Figg. 2 *c*, 3 *a*) ihr Unpaarsein vorgetäuscht wird, sie können vielfach aber auch nebeneinander liegen. So habe ich dann diese Zellen auf Fig. 1 (mit rot) eingetragen. Sie sind größer an der Wurzel des paarigen Nerven als an denen des unpaaren, was seinen ganz bestimmten Grund hat. Von diesen Nerven konnte ich nämlich vielfach feststellen, daß sie in die gleichseitige Nervenwurzel periphere Fasern abgeben und jene größeren Zellen in der Höhe der Wurzeln der paarigen Nerven geben jede für sich zwei periphere Achsenfasern ab. Die von der einen Zelle gelangen je in eine der Wurzeln der beiden paarigen Nerven, die der andern je in eine der gegenüberliegenden. Dabei ist die Art und Weise, wie diese Achsenfasern in die Nervenwurzel gelangen, oder besser der Weg dahin, eine verschiedene. Für gewöhnlich ziehen die peripheren Achsengliederfortsätze in flachen Bogen an die Wurzel, und in diesem Falle lassen sie sich auf horizontalen Längsschnittserien gut von der Zelle bis zur Wurzel des Nerven verfolgen; zumeist aber macht die Faser einen großen Bogen und dann nützen einem nur die Querschnittserien. Es zieht dann

wenigstens eine der beiden Fasern weit hinauf bis über das obere Längsbündelsystem (Fig. 3 *o*) und biegt dann auf diese Weise zur Wurzel. Dies gibt der andere Querschnitt wieder (Fig. 2 *a*). Auf einem Querschnitt beide Fasern zu treffen, ist aber nie möglich, da eine von beiden doch immer etwas nach oral- oder analwärts liegen muß, um die betreffende Wurzel zu erreichen. Auch kann der Abgang der beiden Fasern weit voneinander von der Zelle erfolgen und dann sind doch nur immer horizontale Schnittserien von Bedeutung (Fig. 1). In dem abgebildeten Falle verband sich sogar die Faser nach Abgabe von Netzästen mit einer anderen peripheren Faser einer kleinen, gewöhnlichen birnförmigen und ventralen Zelle *(b)* von der andern Bauchmarkshälfte zu einer einheitlichen peripheren Faser, welcher Fall für die Beurteilung der Zustände von einiger Bedeutung ist. An der Wurzel des unpaaren Nerven gibt die Mittelzelle nur einen peripheren Achsenfaden ab und darin liegt wohl ihre geringere Größe den Zellen an der Wurzel der paarigen Nerven gegenüber begründet. Nie konnte ich feststellen, daß eine Mittelzelle in die anderseitigen Nerven eine periphere Wurzel abgegeben hätte, wie dies nach der Abbildung v. Lenhosséks scheinen möchte.

Außer diesen Fasern bildet die Mittelzelle noch andere lange Fortsätze, von denen einer, wie ich dies schon früher erkannte, mit lateralen kleinen Sternzellen direkt zusammenhängt *(d)*. Dies kann auf derselben wie auch auf der anderen Seitenhälfte erfolgen und es wäre wohl möglich, daß dieselbe Mittelzelle diese Verbindung auf beiden Seiten eingeht; doch fehlen mir darüber direkte Beobachtungen. Wie wir dann sahen, steht die Mittelzelle auch mit der mittleren Kolossalfaser in direktem oder etwas indirektem Zusammenhang (Fig. 3). Außerdem besitzt aber die Mittelzelle noch eine große Zahl kürzerer oder längerer Netzfortsätze, sogenannte Dendriten, die sich im zentralen Nervennetze auflösen und die Retzius in vorzüglicher Weise nach Golgischen Präparaten abgebildet hat, und auf welche Abbildungen ich hier verweisen möchte.

Was nun die übrigen Ganglienzellen betrifft, so haben wir, sofern nicht ihre Beziehung zu dem zentralen Nervennetze und direkt zueinander in Frage kommt, sondern nur ihre stärkeren Fortsätze, in erster Linie und fast ausschließlich die Angaben Retzius, zu berücksichtigen. Anders mit den sensorischen Bahnen, denn diese sind auch durch v. Lenhossék festgestellt worden, und Retzius hatte zumeist nur zu bestätigen. Im Hinweis auf diese

zwei Arbeiten kann ich mich ganz kurz fassen. Nach v. LENHOSSÉK entspringt jede sensorische Faser aus einer Epithelzelle der Hypodermis und endigt in dem zentralen Nervensystem, indem sie als eine Faser eines der Nerven dort hineingerät, sich T-förmig teilt und dann nach einigem Längsverlauf seiner Aeste diese sich dort verzweigen. Großes Aufsehen machte seinerzeit dieser kühne Befund, und die im besten Falle einzelne Beobachtung. Heute freilich denkt man anders darüber, denn die Zelle in der Haut kann nur als sekundäre Sinneszelle gelten, ihre Ganglienzelle muß anderswo liegen. Gerade vor kurzem wies ich auf die vielen peripheren Netze hin (5), angesichts welcher die v. LENHOSSÉKsche Behauptung naiv genug vorkommt. Diese Annahme war das Produkt krasser Unwissenheit! Denn im Gegenteil, große Ketten von Ganglienzellen sind es, die von der sensorischen Zelle bis zur Verästelung der sensorischen Faser im Zentralnervensystem dieser einlagern. Auch bei dem Regenwurme besteht ein subepidermales Nervennetz und aus diesem erfolgt die Innervierung des Epithels der Haut und aus diesem geht die sensorische Nervenfaser in das zentrale Nervensystem. Innerhalb dieses aber hat v. LENHOSSÉK richtig beobachtet.

Nach der T-förmigen Teilung an der Wurzel der Nerven im Bauchmarke werden die beiden Teiläste zu auf- bezw. abwärtssteigenden Längsfasern, zu solchen die oral-, oder solchen, die analwärts streben. Auf diese Weise entstehen aus diesen Teilästen feinfaserige Längsbündel im Bauchmark, die RETZIUS so vorzüglich mittels der GOLGIschen Schwärzung dargestellt und abgebildet hat. Sie bilden bei schwächerer Vergrößerung geschlossene Bahnen in den Längssträngen, aus denen aber bei näherer Betrachtung kollaterale Aeste abtreten. Von diesen Teilästen setzen sich nicht, wie v. LENHOSSÉK meint, alle in die Nachbarganglien fort, sondern einzelne von ihnen verästeln sich nach RETZIUS schon früher, sogar nach ganz kurzem Verlauf.

Diese letzte Beobachtung vermag ich nicht nur zu bestätigen, sondern auch dahin zu ergänzen, daß der eine Teilast (Fig. 1, *11*) noch in demselben Ganglion aufhört, der andere aber in ein anderes zu übergreifen vermag. Darum handelt es sich aber auch gar nicht, sondern mehr um die Frage, wie weit ein Teilast der Länge nach im Bauchstrange im höchsten Falle sich erstreckt, und darüber geben selbst die besten GOLGI-Bilder aus leicht begreiflichen Gründen keinen sicheren Aufschluß.

Dafür kann ich in einer anderen Frage sowohl nach GOLGI-

schen Präparaten als Methylenblaufärbungen eine bestimmte Antwort erteilen. Es gehen durch die Kommissuren zwischen den Nervenwurzeln manche sensorische Fasern auf die anderseitige Bauchmarkshälfte über und teilen sich erst dort in die beiden Teiläste, es kommt jedoch auch der Fall vor, daß nur ein Kollateralast der einen der beiden Teiläste in die jenseitige Markhälfte übergreift.

Was die Fortsätze der Ganglienzellen im Bauchmark betrifft, so teilt darüber Retzius das bereits Angeführte mit und begleitet seine Aussagen durch gute Abbildungen. Im speziellen mögen seine Angaben aber noch berücksichtigt werden. Ich unterscheide an den Längsbündelsystemen jeder Seitenhälfte zwei Lagen, eine obere (Fig. 3 *o*) und eine untere *(u)*, doch sind beide voneinander nur dort schärfer getrennt, wo zwischen ihnen die Fasern zur Nervenwurzel hinziehen. Zwischen dem oberen und unteren Längsbündelsystem befindet sich an den Nervenwurzeln die untere Querkommissur, oberhalb dem oberen die obere Querkommissur. Was nun den Ursprung der Nerven betrifft, ganz gleich, ob es sich um die paarigen oder um die unpaaren Nerven handelt, so kann man folgendes feststellen: die Nerven beziehen ihre Fasern entweder von der gleichen oder anderen Seitenhälfte. Danach gruppieren sich dann auch jene Zellen, die peripheren Fasern den Ursprung geben. Aus den oberen Komplexen in der Nähe der Nervenwurzeln (Fig. 2 *c*, *c'*) entstehen hauptsächlich periphere Fasern für die anderseitige Nervenwurzel, und diese kreuzen sich, wenn auch nicht immer, so doch hauptsächlich, im oberen Querkommissurensystem. Aus der lateroventralen Zellgruppe (die schwarzen Zellen bei *d*) wandern zwar auch öfter periphere Fasern in die anderseitige Nervenwurzel *(h)*, doch sind die meisten Zellen hier solche, die, insofern sie Achsenfasern abgeben, sie diese direkt in die gleichseitige Wurzel gelangen lassen *(e, f, g)*. Aehnliches leistet auch vielfach die ventromediale Gruppe *(b)*, doch gelangen von ihr aus auch Wurzelfasern auf die anderseitige Körperhälfte. Hier gibt es aber dann auch manche Zelle, die wohl nur Netzfortsätze oder Dendriten besitzt, die dann in der gleichen oder entgegengesetzten Seitenhälfte des Markes sich im zentralen Nervennetze auflösen (Fig. 3 *b*). Solche Zellen gibt es aber auch anderwärts, so im dorsolateralen Gebiet *(c')*.

Im speziellen aber, ohne Rücksicht auf die Lage im Bauchmarke, verhalten sich die Zellen in der folgenden Weise. Es gibt Zellen, an der Nervenwurzel hauptsächlich, die eine, manchmal aber auch, wie in dem abgebildeten Falle (Fig. 1, *1*), sogar

zwei periphere Fasern aus sich in die gleichseitige Nervenwurzel gelangen lassen, das aber stets bei den paarigen Nerven und so, daß jeder der beiden Nerven je eine Faser erhält. Außer den vielen kürzeren Netzfortsätzen gelangt dann ein besonders starker in das gleichseitige Längsbündelsystem und indem er sich da T-förmig teilt, entsendet er je einen Ast nach vorn und einen nach hinten zu. Dabei braucht die Zelle, welche die periphere Faser entsendet, nicht immer an der Nervenwurzel zu liegen, und es gibt auch Fälle, in denen die periphere Faser zuerst als längsverlaufender Faden in den nächsten Nerven einbiegt. Einen solchen Fall stellt die mit einer andern direkt anastomisierende Zelle bei *9* dar.

Für diejenigen Zellen, die zwei periphere Fasern entsenden auf die gleiche Seitenhälfte[1]), gibt es aber auch eine Modifikation insofern, als die zweite periphere Faser nicht in den andern paarigen Nerven gelangt, sondern in den unpaaren. Da gibt eine an der Wurzel der paarigen Nerven gelegene Zelle *(3)* außer den vielen dünnen Netzfortsätzen einen nach innen gekehrten stärkeren Fortsatz ab, der, im Längsbündelsystem angelangt, sich T-förmig teilt. Die Teiläste ziehen dann der eine nach kopfwärts, der andere analwärts. Die eine dieser Fasern gibt außer zahlreichen Netzfortsätzen für die gleiche Seitenhälfte einen stärkeren ab, der durch die Querkommissur auf die anderseitige Bauchmarkshälfte gelangt, um sich dort zu verästeln. In der nächsten Nähe davon geht dann die eine periphere Faser in den einen paarigen Nerven ab, während die Fortsetzung im Längsbündelsystem bis in die Wurzelgegend des unpaaren Nerven hinzieht. Dort gelangt die zweite periphere Faser zur Abzweigung, indessen die Längenfortsetzung erst in der Gegend der nächstfolgenden paarigen Nerven einhält.

Mit diesen zwei letzten Fällen ist aber bewiesen, daß die Kerngebiete der paarigen und unpaarigen Nerven gegeneinander nicht begrenzt sind. Aber auch zwischen den aufeinander folgenden paarigen Nerven gibt es Beziehungen und diesen Fall habe ich recht häufig beobachtet und darüber kurz auch schon berichtet (5), denn es handelt sich um einen wichtigen Fall, nämlich um kurze Bahnen, wie ich über solche für das Rückenmark schon zweimal (4, 5) berichtet habe. An der Wurzel eines paarigen Nerven sendet eine mittelgroße Ganglienzelle

---

1) Solche hat Retzius für Aulostomen mehrfach beschrieben und abgebildet (13).

einen kräftigen Fortsatz zentralwärts; dieser Fortsatz erreicht das ventrale Längsfasersystem und teilt sich hier T-förmig, wobei die Teiläste zu längsverlaufenden Fasern werden. Bald darauf geht von einer dieser Fasern eine periphere Faser in den nächsten paarigen Nerven ab, während die andere Längsfaser, den unpaaren Nerven passierend, bis zum nächsten paarigen Nerven reicht oder, wohl richtiger gesagt, mit einer entgegenkommenden Längsfaser verschmilzt. Diese Längsfaser ist der T-förmig geteilte Ast einer ganz gleichen Zelle *(2')*, wie die vorige war und auch aus dieser geht eine periphere Faser in den der Zelle benachbarten paarige Nerven ab. Ob nun diese kettenförmige Verbindung zwischen weiter auseinander gelegenen Zellen auch in der nächsten Bauchmarksverdickung sich erstreckt oder möglicherweise durch das ganze Bauchmark hindurch sich erhält, konnte ich selbstverständlich nicht feststellen.

Wenn periphere Fasern von einer Ganglienzelle abgehen, so brauchen sich nicht alle Netzfortsätze in der gleichen Bauchmarkshälfte zu verästeln, denn es gibt auch Zellen, wie oben schon beschrieben ward (Fig. 2 *g*) und welchen Fall ja Retzius festgestellt hat, die einen kräftigen Netzfortsatz durch das quere Kommissurensystem hindurch in die anderseitige Körperhälfte gelangen lassen (Fig. 1 *6*). Dies kann aber auch für jene Zellen zutreffen, die ihre periphere Faser in einen ferner gelegenen Nerven entsenden *(7)*.

Wie ich schon mitgeteilt habe, gibt es außer den kleinen und kleinsten Sternzellen, die keinen peripheren Fortsatz entsenden, auch größere, die sich so verhalten, und da gibt es denn zwei Möglichkeiten. Entweder verästeln sich alle Fortsätze in derselben Bauchmarkshälfte oder einer von ihnen gelangt auf die anderseitige Hälfte hinüber durch das quere Kommissurensystem. Beide Fälle wurden schon auf dem Querschnitte beschrieben (Fig. 3 *b*, *c'*), allein auf Längsschnitten läßt sich dann feststellen, daß solche Zellen auch mit größeren Gebieten in Zusammenhang stehen können. Gleichgültig ob die Zelle ihren Hauptfortsatz in das Längsfasersystem der gleichen Seitenhälfte entsendet (Fig. 1 *8*) oder in das der anderen Markhälfte gelangen läßt (5), können solche nach T-förmiger Teilung zu Längsfasern gewordene Teiläste weite Gebiete überspannen und in dem einen abgebildeten Falle verbanden die beiden Teiläste zwei Bauchmarksverdickungen untereinander.

Wenn eine periphere Faser auf die anderseitige Körperhälfte

gelangt, kann ähnliches auf der der Zelle entsprechenden Seite auch erfolgen (4), dafür hat uns Retzius manchen Fall aufgeführt. Bemerken möchte ich hier noch, daß die Zellen mit nur Netzfortsätzen und somit ohne periphere Faser nie von den größten sind, diese letzteren scheinen alle motorischer Art zu sein. Das gilt auch für die noch zu beschreibenden Kettenbahnsystem-Zellen (Fig. 3 *c*) von mehr oder weniger peripherer Lage, nur in der laterodorsalen Zellenlage senden sie ihren Hauptfortsatz bis in die mediane Gegend des Bauchmarkes, wo diese scheinbar zu Längsfasern werden. Dadurch entsteht jederseits von einem der beiden Längsfasersysteme *(o, u)* und zwischen den beiderseitigen dieser Systeme, etwa in mittlerer Höhe des Bauchmarkes, ein scheinbar kleines Längsfasersystem (Fig. 2, 3 *s*).

Wie horizontale Längsschnitte lehren, liegen jene Ganglienzellen (Fig. 3 *e*) in ziemlich gleichen Entfernungen voneinander (Fig. 1 *k*—*k'*), und durch die Anordnung ihrer geraden Hauptfortsätze erweisen sie sich höchst charakteristisch. Nachdem aber ihr Hauptfortsatz jenes Längsbündelsystem erreicht, löst er sich dort in ein dickfaseriges Netz auf *(s)*, welches seiner ganzen Länge entlang in diesem Zusammenhange verharrt. Aus diesem netzigen Bündelsystem treten zwar feine Netzäste überall ab, allein mit peripheren Fasern steht es sonst nicht in direktem Zusammenhang. Auch kommt es zu keinem kommissurellen Austausch zwischen den beiderseitigen Systemen, und auch Zellen der anderseitigen Bauchmarkshälfte verbinden sich mit ihm nicht, wenigstens habe ich so etwas nie beobachten können, denn obgleich manche Hauptfortsätze von der anderen Seite an dasselbe heranziehen (Fig. 3 *c'*), so sind diese doch immer für sie belanglos.

Auf Querschnitten ist dieses Längsfasersystem überall zu finden, und darum kann man wohl annehmen, daß auch seine Zellen sich das ganze Bauchmark entlang so verhalten. Natürlich stehen diese Systeme durch das zwischen ihnen gelegene Zentralnetz mit ihren kurzen Netzfortsätzen untereinander in Verbindung, doch sonst nicht.

Ob dieses ganze Kettenbahnsystem irgendwie mit den Kolossalfasern zusammenhängt außer dem feinen Zentralnetz, weiß ich nicht, doch glaube ich in Anbetracht des Umstandes, daß die immerhin kräftigen Netzfortsätze der großen Mittelzellen gerade um diese Längsbahnen herum sich verästeln, daß zwischen beiden eine enge Beziehung, eine physiologische Koordination besteht.

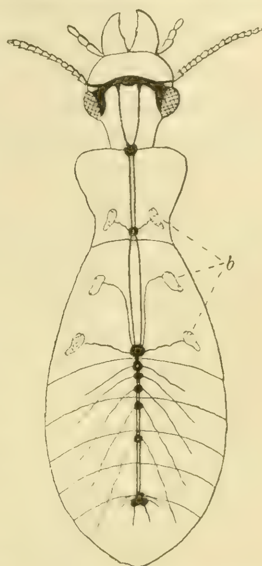
B. Carabiden.

Das äußere Verhalten des Bauchmarkes der Carabiden — meine Beobachtungen erstrecken sich auf Carabus auratus L., silvestris F., glabratus F. und Procrustes coriaceus F. — scheint bisher nicht ausführlicher verfolgt worden zu sein, wie denn auch die Struktur des Tracheatenbauchmarkes seit Michels' Arbeit über Oryctes (10) keine Neubearbeitung erfuhr.

Wie wir aus Michels' Arbeit wissen, besteht das Bauchmark der Larve von Oryctes aus einer gleichmäßigen Reihe von fest aneinander lagernden Ganglien, die an Größe von vorn nach hinten zu abnehmen. Ihre Zahl beträgt elf. Die ganze Ganglienknotenreihe zeigt aber das Sekundäre, daß sie zum geringen Teil im ersten, zum größten im zweiten Körpersegment gelegen ist, daß sie somit selbst aus dem dritten Segment herausgerückt ist. Mit der Entfaltung des Protothorax und des Thorax bei dem Imago soll dann der erste dieser Ganglienknoten zum ersten Schlundganglion werden, dem nach einigem Intervall ein Prothorakalganglion folgt. Das übrige Bauchmark bleibt aber entfernt von diesem letzten Ganglion im mittleren Teil des Thorax. An ihm zeigen sich zwar die einzelnen Ganglienknoten, von denen die beiden ersten die größten sind, doch ist die Verschmelzung eine noch größere als bei der Larve. Die beiden ersten Knoten sind die Thorakalganglien, denn sie innervieren die Beinpaare.

Diesem Verhalten gegenüber ist jenes der Carabiden ein ursprünglicheres. Das Subösophagealganglion als Komplex einer Anzahl ursprünglicher Bauchknoten ist von der übrigen Knotenreihe des Bauchmarkes stets entfernt hinter dem Kopfe gelegen, auch bei der Larve, die andern Knoten aber sind bei der Larve in ziemlich gleich weiter Entfernung voneinander, mit dem ersten im Prothoraxsegment beginnend, in der ganzen Segmentreihe gleichmäßig verteilt und liegen dementsprechend die einzelnen recht weit auseinander, wie ich das schon (5) gezeichnet habe. Mit der Entfaltung des Imago ändert sich folgerichtig dieses Verhalten dorthin, daß (Textfig. 4) mit Beibehalt der früheren Lage des Subösophageal- und des Prothorakalganglions die beiden nun folgenden, ohne ihre Lage zu verändern, im Thorax zu einheitlichen Thoraxganglien miteinander verschmelzen, die darauffolgenden aber ihre abdominale Lage beibehalten, doch infolge davon, daß sie sämtlich nach vorn verschoben werden, ändern sie hier freilich ihre frühere Lage. Das erste und zweite Abdominalganglion (Fig. 8 *1*, *2*) rücken

mehr (C. silvestris) oder weniger (C. auratus) fest aneinander, das erste dem großen Thoraxganglion *(tg)* stets fest anlagernd; das dritte Ganglion des Abdomen *(3)* ist dem zweiten mehr genähert als ihm das vierte *(4)*. Noch weiter ist das fünfte Abdominalganglion *(5)* von dem vierten entfernt. Darauf folgt dann eine weite Strecke, bis das hintere Ende des Bauchmarkes erreicht ist. Hier liegt das sechste *(6)* und siebente *(7)* Abdominalganglion, miteinander völlig verschmolzen und nur durch eine geringe seitliche Einkerbung gegeneinander begrenzt, dem großen Abdominalganglienpaar *(ag)* fest an, ohne äußerlich die Längskommissuren ganz eingebüßt zu haben. Aus dem hinteren Ende jedes ovalen, durch totale Verschmelzung einer Zahl von Abdominalganglien, entsprechend dem Verhalten des Endsegmentes, hervorgegangenen Analganglion tritt je ein starker, nach analwärts ziehender Nerv ab, aus dem vorderen ein anderer gleichstarker. Wie dann bekannt, tritt aus jedem Abdominalganglion je ein vorderes und hinteres Nervenpaar ab, aus dem großen Thorakalganglion seiner Genese gemäß 4 Paare, von denen das vordere Doppelpaar sich eine Strecke der Längskommissur anschließen muß, um das zweite Beinpaar zu erreichen. Es liegt dann (Textfig. 4) das große Abdominalganglion am hinteren Ende des Thorax, die drei darauf folgenden Abdominalganglien im ersten Abdominalsegment, das vierte Abdominalganglion im vorderen Rande des zweiten Abdominalsegmentes und in gleicher Lage das fünfte Abdominalganglion im dritten Abdominalsegment. Das vierte Abdominalsegment beherbergt aber kein Ganglion, denn der große Analganglienkomplex liegt im sekundären Endsegment. Bezüglich der Innervierung aber bezeugen die Abdominalganglien ihre Zugehörigkeit zu den betreffenden Segmenten.



Textfig. 4. Carabus silvestris, das Zentralnervensystem zeigend. *b* Beinpaare.

Schon in meinen kürzlich erschienenen Beiträgen zur Kontinuitätslehre (5) habe ich, da er dafür ein guter Beleg war, über den Körpersympathicus der Carabidenlarve berichtet, demgegenüber der Kopfsympathicus außer Betracht blieb. Ich habe

dort auch die Literatur über den Körpersympathicus, soweit nötig schien, berücksichtigt und brauche mich hier auf letztere nicht mehr einzulassen. Ebensowenig möchte ich hier das periphere Verhalten der sympathischen Nerven berühren, denn auch die sind dort erledigt worden und ich verweise diesbezüglich auf jene Studie.

Dort habe ich auch berichtet, daß die hauptsächlich durch LEYDIG beschriebenen unpaaren sympathischen Zentralganglien dorsal nur von jedem Ganglienknoten und hinter ihm, bei den Carabiden, durch eine einzige Riesenzelle ersetzt würden. Von diesen Riesenzellen gehen dann je eine breite Nervenfaser — der sogenannte FAIVREsche Nerv — als Längskommissur zur nächstfolgenden bezw. vorausgehenden gleichen Zelle, wodurch eben eine Ganglienzellkette entsteht. Aus jeder der Zellen tritt je eine seitliche breite Nervenfaser ab, die sich in Aeste teilt und die sich dann netzförmig wieder vereinigen und dann den hinteren gleichseitigen Nerven des betreffenden Ganglienknoten auf diese Art umflechten. Dieses Netz vereinigt sich dann wieder zu einem einheitlichen Nerven, der den Nervenstamm verläßt. Auch hatte ich mitgeteilt, daß die beiden Thorakalganglien die Riesenzellen nicht besitzen, sondern die Vorderfaser der ersten Zelle sich auf dem zweiten Ganglion gabelt und ihre Endäste einem Nerven des ersten Thorakalganglions in der erwähnten Weise sich anschließen. Dies bezog sich besonders auf die Larve. Bei dem Imago (Fig. 8, der Sympathicus blau) sind diese beiden vordersten Aeste weiter nach hinten verschoben und liegt nur die Gabelung auf dem vorderen Ende des ersten Abdominalganglions und die Seitennerven treten mit dem letzten Nerven des mehr einheitlichen Thorakalganglions in die erwähnte Beziehung. Das Fehlen des Körpersympathicus, wie ich diesen Sympathicus im Gegensatz zu dem Kopfsympathicus nannte, im Thorax und Prothorax erklärte ich mir damit, daß dort eben der Kopfsympathicus die Innervierung des Vorderdarmes versieht, und da sich dieser beim Imago nur etwas weiter nach hinten erstreckt als der Thorax reicht, so mag auch die obengenannte geringe Nachhintenverschiebung des Körpersympathicus ihre Erklärung finden.

An den miteinander verwachsenen sechsten und siebenten Abdominalganglien verhält sich der Sympathicus insofern anders wie bisher, als es zwar zwei ganz kurz miteinander verbundene Riesenzellen gibt, diese aber an dem Hinterende des siebenten Ganglions zwischen diesem und dem großen Analganglienpaar *(ag)* lagern. Mit ihnen hört dann die sympathische Zellenkette auf, denn dem Analganglion fehlt die Riesenzelle. Da das erste sym-

pathische Nervenpaar mit dem hinteren Nervenpaare des siebenten Ganglions abgeht, das Nervenpaar der letzten Riesenzelle aber selbständig über jedes Analganglion hinwegläuft, so muß auch hier eine Verschiebung am Sympathicus eingetreten sein.

Wenngleich die übrigen Zustände sonst den larvalen entsprechen, so habe ich doch manchmal bei Carabus silvestris und auratus gefunden, daß nicht immer jedem Abdominalganglion nur je eine große Sympathicuszelle entspricht, obgleich dies doch die Regel ist, sondern bei manchen Individuen stellenweise auf einem Ganglion sich auch zwei große Zellen befinden können (siehe das fünfte Ganglion), die dann miteinander durch die sogenannte Faivresche Längsfaser verbunden sind. Stets liegen solche Zellen hintereinander und kann die eine manchmal auch um etwas kleiner sein. Die peripheren Nerven treten dann aber immer nur von der einen Zelle ab, so daß durch die Verschmelzung dieser Zellen nicht auch die Zahl der peripheren Nerven vermehrt wird, vielmehr ist die eine Zelle bloß eingeschoben. Dies ist sicherlich ein Hinweis darauf, daß der zwischen je zwei großen Zellen sich befindende Teil der Faivreschen Kommissurfaser ursprünglich aus hintereinander gelegenen Zellen sich bildete, die als solche verstrichen, einzelne unter ihnen sich aber als Zentralzellen des Sympathicus erhielten. Also ein weiterer Beweis dafür, daß die Nervenfaser nicht durch Auswachsen entsteht.

Auch kann es vorkommen, wie auf der Abbildung an dem vierten Abdominalganglion, daß die Längsverbindung aus zwei Fasern besteht, die sich aber zwischen den Ganglien wieder vereinigen.

Auch darüber habe ich bereits berichtet, daß die großen Sympathicuszellen mit den ihnen angehörenden Ganglienknoten durch Fortsätze in Zusammenhang stehen. Auf Fig. 11 ist dies an der vorderen Zelle *(rz)* ersichtlich. Die Zelle sowohl als auch ihre dickeren Aeste liegen zwar immer außerhalb des Bauchmarkes, und überragen die äußere Hülle desselben (Fig. 13 *ah*) so, daß sie mit ihren zentralwärts ziehenden Netzfortsätzen bloß die Gliahülle zu durchsetzen haben — diese ist ja ein dickes Netzwerk — um in das Ganglion zu gelangen. Diese Aeste umgreifen dann von hinten geradezu schalenförmig den Faserkern des Ganglions unter der Ganglienzellage und lösen sich zum größten Teile in dem dicken Nervennetzwerk, das sich speziell an dieser Stelle findet *(s)*, auf. Aber manche Fortsätze unter diesen vielen Netzästen verbleiben in der Ganglienzellage und verbinden sich hier

mit kleinen, untereinander direkt sich verbindenden sternförmigen Ganglienzellen (14) ohne Hauptfortsatz. Ob an allen großen Sympathicuszellen, weiß ich nicht, an manchen aber kommt es vor, daß sie auch noch Aeste in die Längskommissur entsenden. Die Längsfasern der Kommissur stehen ja untereinander durch Seitenästchen in Zusammenhang, und mit diesen verbinden sich dann diese Aeste der großen Zelle *(rz')*.

Um das Verhalten der Zellen überhaupt innerhalb des Ganglions zu verstehen, ist die topographische Orientierung über das Ganglion nötig. Dazu sind wegen der allgemeinen Durchfärbung Karminpräparate erforderlich, und zwei solchermaßen behandelte Querschnitte mögen dies besorgen (Fig. 9 u. 10).

Bei den stark konzentrierten Ganglien, wie sie durch Michels für Oryctes beschrieben sind, sind infolge dieser Konzentration manche Zustände sicherlich weniger klar bezüglich der topographischen Lagerung der Ganglienzellen zu erkennen als bei freien, d. h. miteinander nicht verwachsenen Ganglienknoten, vor allem ist die Zellenlage hier nicht so dick wie dort; dann sind auch die Querkommissursysteme weniger mächtig, wodurch die Längsfaserung weniger gestört wird. Schon bei Oryctes war zu beobachten, daß die dorsale Zellenschicht weniger mächtig ist als die der ventralen Seite. Bei den Carabiden ist dies sehr gut zu erkennen in der Längsmitte jedes Bauchmarksganglions (Fig. 9). Dicker wird dann diese dünne dorsale Lage sowohl nach dem vorderen als dem hinteren Ganglienrande zu, wo dann selbst größte Ganglienzellen sich dort finden können. Es sind dies an den Nervenwurzeln je eine mächtige Zelle (Fig. 10 *z'*), die in der Vierzahl am großen Thorakalganglion hier an Größe alle Zellen bis auf die Sympathicuszelle übertrifft. Aber auch in der ventralen Zellenlage können große Zellen auftreten (Fig. 9 u. 10 *z*), ohne daß sie sonst irgendwie gegen die übrigen abstechen würden. Michels hat ja diese bei Oryctes vielfach gesehen, ich sehe in ihnen besonders große motorische Zellen, welche eine oder auch zwei periphere Fasern in den nächsten Nerven entsenden.

Dann gruppieren sich vielfach Zellen, wie ja auch im Bauchmarke der Anneliden, die gleichartige große Fortsätze, seien diese periphere Fasern für die eine oder die andere Bauchmarkshälfte, entsenden, zu bestimmten Gruppen *(z'')*, und so entstehen auch hier laterale, ventrolaterale und ventromediale Zellgruppen, in denen manche Zellen gleichfalls besondere Größe aufweisen. Sonst liegen aber in den Zwischenstellen viele kleine Ganglienzellen, stern-

förmige Gebilde mit hellem, doch deutlich gebläutem Leib. Diese Zellen hängen untereinander vielfach durch Anastomosen zusammen und sind öfter in randständiger Lage (Fig. 13 *kg*; Fig. 11 *7*). Sie besitzen keinen so mächtigen Fortsatz wie die großen Ganglienzellen des Bauchmarkes. Zwischen diesen kleinsten und größten Zellen gibt es aber alle möglichen Uebergänge, wenngleich unter den größten große Sternzellen doch selten vorkommen. Mit Neurogliazellen sind diese kleinen Zellen nicht gut zu verwechseln, denn die reichliche Neuroglia bildet bei den Tracheaten ein weites Maschenwerk zwischen den Ganglienzellen, wie ich dieses für das Gehirn seinerzeit ausführlichst beschrieben hatte (6), und nur an den Knotenpunkten, doch nicht an allen, dieses Netzwerkes finden sich mehr oder weniger ovale Zellkerne ohne die für die Ganglienzellen so charakteristischen großen Kernkörperchen.

Die Neuroglia färbt sich, wenn überhaupt, dann nur ganz wenig durch Methylenblau und hängt mit der Neurogliahülle durch Fortsätze zusammen (Fig. 13 *ih*). Ich habe diese blasse Neuroglia in die histologischen Details nicht eingetragen, bemerke aber noch einmal darüber, daß sie gerade so reichlich ist wie im Gehirn, und die Ganglienzellen von ihr geradezu so umscheidet werden. Im groben Nervennetze verhält sie sich so, wie ich das neulich für das Rückenmark abgebildet habe (5).

In viel höherem Grade als bei Lumbricus verbinden sich die Ganglienzellen untereinander, auch die größeren vielfach direkt (Fig. 11 *5*), geradeso wie auch im Gehirn, obgleich ein Hauptfortsatz für die meisten kennzeichnend ist und damit im Zusammenhange die birnförmige Form. Freilich darf das nicht vergessen werden, daß die Bilder, so wie sie sich uns auf den Methylenpräparaten zeigen, durch die erfolgte Schrumpfung nicht das lebenstreue Verhalten wiedergeben und infolge des Geschrumpftseins die direkten Verbindungen länger sind als im Leben. Aber das Verhalten im Leben — und dieser Zustand wird durch jene Härtung, die eine nur ganz geringe Schrumpfung herbeiführt, natürlich am besten gewahrt — würde das richtige Verhalten insofern nicht wiedergeben, als die Ganglienzellen durch ihr festes Aneinanderlagern die direkten Verbindungen nur stellenweise erkennen lassen. Diese Verbindungen sind im Leben eben sehr kurze Protoplasmabrücken bei den Tracheaten und nur durch die Zusammenziehung des Zellleibes werden sie länger, dann aber auch erkennbarer.

Wir haben also im Bauchmark dieselben Beziehungen der

Ganglienzellen zueinander, wie ich dies seinerzeit für verschiedene Teile des Gehirns geschildert und abgebildet habe (6).

Nach dem Zentrum zugekehrt geben aber die Ganglienzellen die meisten Aeste ab und diese vereinigen sich dann gleich an der Ganglienzellage zu einem groben nervösen Netzwerk (Fig. 13 *gn*), an dessen Bildung somit nur die inneren aber meisten Zellfortsätze teilnehmen. Nur selten, bei in das Zentrum vorgeschobenen Zellen, kann es geschehen, daß sie völlig im groben Nervennetze liegen (Fig. 12). Für dieses Netz gibt dann auch der starke Fortsatz feinere Aeste, auch er hilft es bilden. Dieses grobe Nervennetz hört aber bald nach innen von der Ganglienzellschicht auf, indem es in ein ungemein viel feineres, zentral gelegenes sich fortsetzt (Fig. 12 u. 13 *fn*). Dadurch nun, daß sich innerhalb des groben Nervennetzes auch das neurogliale Nervennetz kräftiger entfaltet und kernreicher ist als im feinen, das Ganglioninnere füllenden zentralen Nervennetz, dachte man hier an eine Scheide innen von der Ganglienzellage, allein es ist keine so verdichtete Gliascheide vorhanden, wie dies für viele Polychätenanneliden genügend festgestellt ist. Immerhin sind die diesbezüglichen Verhältnisse des Tracheatenbauchmarkes ähnlich wie dort, denn es handelt sich ja bei beiden um ausgesprochene Knotenbildungen am Bauchmarke, also nicht so wie bei den oligochäten Gliederwürmern.

Auch ein medianes neurogliales Septensystem von immerhin höchst lockerem Gefüge kommt ja zwischen den beiden Hälften jedes Ganglions vor. Dieses ist vorne und hinten, wo die Hälften einander gegenüber besser abgegrenzt sind, deutlich zu sehen, schwindet aber dann in der Längsmitte des Ganglions.

Damit wären wir dann beim Verhalten der kräftigeren Fortsätze der Ganglienzellen angelangt. Bezüglich des Ursprunges der Nerven möchte ich hier gleich mitteilen, daß man sowohl am vorderen als dem hinteren Nervenpaare je nach der Dicke ihrer Nervenfasern eine vordere und eine hintere Wurzelhälfte unterscheiden kann. Auf der vorderen Seite der Nerven finden sich nur dicke motorische Fasern (Fig. 11 *v*), auf der hinteren nur feine sensorische (*v'*). Dies ist freilich nur an der Wurzel des Nerven zu sehen, denn so viel ich erkennen konnte, vermengen sich dann im späteren Verlauf der Nerven die beiderlei Fasern untereinander.

Die sensorischen Fasern teilen sich, nachdem sie in die Längsbündel innerhalb der Ganglien gelangt sind, wie überall im Bauch-

marke (in primären Fußsträngen kommt das in dieser ausgesprochenen Weise noch nicht vor) und im Rückenmark T-förmig und die beiden Teiläste werden zu Längsfasern; diese können kürzer sein *(11)* oder, durch die Längskommissur hinziehend, in das nächstfolgende Ganglion noch hineinreichen *(9)*. Dies gilt dann auch für diejenigen sensorischen Fasern, die durch das Kommissurensystem hindurch in die anderseitige Bauchmarkshälfte gelangen *(10, 12)*. Weiter aber als in das nächstfolgende Ganglion habe ich solche Längsfasern nicht zu verfolgen vermocht, wegen welchem negativen Befund ich aber diese Möglichkeit nicht in Abrede stellen möchte. Wissen wir doch vom Rückenmark, daß sensorische Fasern sehr weit, ja bis in das Kleinhirn hineinreichen können, und doch hat bisher niemand eine solche Faser in ihrer ganzen Ausdehnung erkennbar unter seinem Mikroskope gehabt.

Der Ursprung der motorischen Fasern erfolgt, wie denn überall, aus derselben und der anderweitigen Markhälfte, und hierüber gilt wieder das, was bei dem Erdwurme sich zeigte.

Wie schon erwähnt, finden sich an den Nervenwurzeln, um diese herum, stets die größten Ganglienzellen und diese sind stets solche, die eine periphere Faser in den anliegenden Nerven abgeben. Es sind gewöhnlich kräftige Einzelfortsätze, welche diese Zellen in die Nervenwurzel schicken (Fig. 11 *1*, *4*), aber auch solche Zellen gibt es, die zwei Fortsätze in denselben Nerven derselben Seite entsenden *(16)*. Für gewöhnlich geht dann gleich zu Beginn von dem kräftigen gemeinsamen Fortsatz noch ein Netzast ab, außer den vielen anderen vom übrigen Zellkörper, doch können auch zwei solche vom entgegengesetzten Pole abgehen *(16)*. Gewöhnlich ist der Hauptfortsatz vor seiner Gabelung sehr kräftig, doch gibt es auch Fälle, die sehr an jene bei Carcinus durch Bethe (1) beschriebenen, höchst abenteuerlichen Fälle erinnern, und in welchen der Hauptfortsatz dünn, die geteilten Aeste aber sehr mächtig sind *(3)*. Aehnliches findet sich ja auch vielfach im Rückenmarke. Der Netzfortsatz verästelt sich entweder in der gleichen Bauchmarkshälfte *(1')* oder in der anderseitigen *(1)*. Dann teilt er sich auch gleichzeitig und die Teiläste werden zu Längsfasern, die selbst bis in das nächste Ganglion hinein verfolgbar sind *(4)*. Von den Zellen der gekreuzten Fasern gilt dasselbe, denn entweder lösen sie ihren großen Netzfortsatz im selben Ganglion noch auf *(2, 3)*, oder er gelangt als Längsfaser in das nächstfolgende Ganglion *(2')*, ganz gleich, ob es sich um

ein vorderes oder hinterees Ganglion handelt. Und bezüglich dieser Netzfortsätze gibt es eine so große Zahl von Variationen, daß darauf einzugehen sich kaum der Mühe lohnen würde.

In all den Fällen kann die Ganglienzelle nahe an der Wurzel des betreffenden Nerven gelegen sein oder mehr in der Gegend des andern Nerven liegen, denn genau abgegrenzt sind die Bezirke der Nervenkerne nicht.

Es gibt wie überall eine ganze Menge von Ganglienzellen, die keinen peripheren Fortsatz abgeben, sondern mit ihren sämtlichen Fortsätzen im Bauchmarke verbleiben. Von den bereits beschriebenen kleinen randständigen Sternzellen *(7)* abgesehen, gibt es auch größere Zellen, ja sogar von Birnform, die ohne einen längeren Fortsatz sind *(6)*. Andere aber besitzen einen längeren großen Fortsatz, der sich dann dichotomisch teilt, die Teiläste zu Längsfasern werden *(5, 15)* und durch die Längskommissuren in zwei anstoßende Ganglien hinüberziehen. Hierdurch verdienen solche Zellen, besonders wenn man ihren Zusammenhang untereinander in Betracht zieht *(5)* und den Umstand, daß sie sich durch die Kollateralen ihrer Hauptäste auch mit dem zentralen Nervennetz ihres eigenen Ganglions verbinden, wahre Verbindungszellen genannt zu werden. Aber auch noch ein anderer Fall von enger Verbindung verdient hier erwähnt zu werden. Eine Ganglienzelle der einen Bauchmarkshälfte gibt da einen vielfach sich verzweigenden Ast ab *(17)*, der sich in die andere Bauchmarkshälfte begibt, um sich dann hier in ein breitfaseriges Netz aufzulösen, welches mit einer Ganglienzelle dieser Bauchmarkshälfte in direkter Verbindung steht. Aus dem mächtigen Netzkomplex geht eine Längsfaser in die Längskommissur ab. Und solche Fälle gibt es auch in der gleichseitigen Markhälfte. In diesen Einrichtungen können wir aber nur kurze Bahnen erkennen, wie ich solche nun für Lumbricus dann im Rückenmark (4, 5) und auch anderen Ortes beschrieben habe, also etwas längere Verbindungen zwischen Zelle und Zelle.

Wenn die Längsfasern durch die Kommissur in ein Ganglion gelangen, in dasselbe geradezu hineinströmen, lösen sie sich entweder dort gleich auf oder durchsetzen das ganze Ganglion, um in ein nächstfolgendes zu ziehen. Diese letzten Fasern sind dann Längsbahnen der auffälligsten Art und es ist nur schade, daß es nicht feststellbar ist, wie weit sie reichen, über zwei Ganglien hindurch habe ich aber solche Fasern schon beobachtet *(8)*.

Diejenigen Fasern nun, die sich bei der Einströmung der

Kommissurenbündel in dem Ganglion auflösen, tun dies sofort nach der Einmündung. Dadurch entsteht an dieser Stelle *(s, s')* ein dichtes Gewirr von Fasern, was noch verstärkt wird durch die Fortsätze der großen Sympathicuszelle *(rz)* und durch die starken Fortsätze gewisser hier sich befindender großer Zellen. Diese *(13)* lassen ihren mächtigen Fortsatz sich hier in das grobe Nervennetz auflösen, wobei ein anderer Fortsatz durch die Längskommissur an gleiche Stelle des nächstfolgenden Ganglions gelangen kann *(18)*.

Diese Zellen sind somit echte Verbindungszellen zwischen dem groben Nervennetz, in dem sich eben die Kommissurenfasern auflösen. Die zwei solchen Stellen *(s, s')* desselben Ganglions werden sich dann hauptsächlich durch das feine zentrale Nervennetz im Kerne des Ganglions untereinander selbst verbinden. Jedenfalls ist diese Einrichtung eine solche für Bauchmarke, die ausgesprochene Ganglienknoten besitzen, denn Lumbricus besitzt sie nicht.

Erwähnen möchte ich noch, daß die Fasern der Längskommissuren durch Kollateraläste in der Kommissur selbst, wie das schon erwähnt war, selbst untereinander zusammenhängen *(com')*, was eine Einrichtung ist, die ja auch im Rückenmarke besteht (4, 5).

C. Bauchmark und Rückenmark.

Die Differenzierung des Bauchmarkes erfolgte aus primären Fuß- oder Bauchsträngen und seine höhere Entfaltung wurde in erster Linie durch die Metamerie des Körpers bedingt, wenngleich seine Gliederung mit der weiteren erfolgten Segmentierung des Körpers dann auch nicht mehr Schritt hält. Die Seitenstränge der Nemertinen und in gewissem Sinne auch das Bauchmark der Serpuliden unter den Polychäten, schließen sich dem ursprünglichen Typus der Bauchstränge an, und obgleich der monaxone Zelltypus mit sonst reichen Netzfortsätzen am Leibe, auch in Bauchsträngen wie in denen niederer cephalophorer Schnecken und anderer, vertreten ist, so gelangt bei ihm dieser Typus immer deutlicher zur Geltung anderen Zellformen gegenüber, die sich aber immer weiter ungestört erhalten. Dies gilt in noch höherem Grade für das Bauchmark mit ausgesprochenen Ganglienknoten, wie dem der Raubpolychäten und Hirudineen sowie jenem der Arthropoden.

Mit diesem Vorgang zugleich kommt es aber zuerst bei den Anneliden zu einer höheren Sonderung eigener Art, nämlich zur Entfaltung riesenhafter Elemente im Bauchmark aus schon früher bestandenen kleinen. Es gelangt bei vielen Raubpolychäten, wie Lepidasthenia und Polynoë und anderen zu Kolossalfasern (3, 15), die aber ihre Vorgänger bei anderen, wie Hermione und Aphrodite sind, haben. Sie sind bei diesen durch geringere, doch schon mächtige Fasern vertreten. Von seinen starken Fasern, die wesentlich dem Bauchmark angehören, und die, in der Einzahl in jeder Bauchmarkshälfte bestehend, das ganze Bauchmark als längste Bahnen durchsetzen, treten dann an jeder Nervenwurzel doch dieser entsprechend starke periphere Fasern ab. Jene Kolossalfasern stehen dann, wie seinerzeit ROHDE gezeigt hatte, in Verbindung mit Ganglienzellen. Außerdem kennzeichnet je ein großes, lateral gelegenes Ganglienzellpaar dieses Bauchmark, wie bei Lepidasthenia und anderen, und von welcher Zelle gekreuzte periphere Fasern abgehen. Nicht nur mit gewöhnlich großen Zellen, auch mit dem zentralen Nervennetz stehen die Riesenfasern in Verbindung. Nach den Befunden bei Lumbricus möchte ich aber annehmen, daß sie auch mit den Kolossalzellen zusammenhängen, welcher Befund nur infolge der noch nicht angewandten neueren technischen Methoden bisher ausgeblieben ist.

Es führen dann diese Kolossalfasern hinüber zu jenen Zuständen, die sich bei Hirudineen finden, denn dort ist die Paarigkeit noch bei manchen Vertretern, so bei Aulostomen nach RETZIUS (13) vorhanden, obgleich die Verlagerung des Kolossalfasersystemes nach der dorsalen Seite einen späteren Erwerb bedeutet. Eine netzförmige Verbindung zwischen den beiderseitigen Systemen besteht nach diesem Forscher, und dieser Zustand mag zu der mehr oder weniger ausgesprochenen Unpaarigkeit bei Hirudo geführt haben, ein Zustand, der sich vielleicht in noch höherem Maße bei Oligochäten vorfindet.

Freilich dürfen wir nicht vergessen, daß diese Zustände phyletisch vielfach unabhängig voneinander bei den einzelnen, heute noch lebenden Formen mit ausgestorbenen Zwischengliedern, doch nach denselben Formungsgesetzen sich entfalteten und in dem Kolossalfasersystem unter den rezenten Vertretern sich oft nur Konvergentes ausspricht.

Wir können über dieses Fasersystem heute aussagen, daß es ursprünglich eine lange Leitungsbahn gewöhnlicher Art war, die eben vielfach mit Ganglienzellen gewöhnlicher Größe — wie denn

heute noch öfters — in Beziehung stand, daß es dann periphere, gleichmäßig abtretende Fasern abgab, daß daneben aber auch ein System kolossaler Ganglienzellen besteht, die, obgleich sie auch periphere Fasern abgeben, sie doch mit dem Kolossalfasersystem in Beziehung stehen bleiben. Es ist darum keine gewagte Annahme, daß später diese Kolossalzellen dem Kolossalfasersystem sich durch Verkürzung der Verbindungen mit dementsprechender Lageveränderung noch ungemein viel enger anschlossen, wie dies nach Hermann (7) bei Hirudineen der Fall ist. Ein solcher Fall führte dann von den Anneliden zu den Arthropoden hinüber, wo dann die Kolossalfaser nur noch als Bindeglied zwischen den großen Zellen oder der Gruppe von kleineren Zellen gilt, und nur diese Zellen mit peripheren Teilen verbunden sind.

Auf diese Weise könnte man den Körpersympathicus der Arthropoden sich gebildet vorstellen, der direkt wenigstens mit dem Kopfsympathicus nicht in Beziehung steht, wie denn auch bei Vermiden nicht. Der Kopfsympathicus besteht sogar bei Formen mit noch nicht gesondertem Körpersympathicus wie bei den Weichtieren und ist somit älteren Datums als letzterer.

Im Bauch- wie auch im Rückenmark zeigt es sich überall, daß neben langen Bahnen auch kurze Bahnen bestehen, wobei letztere als die phyletisch älteren gelten müssen. Unter langen Bahnen können wir zweierlei verstehen. Erstens Fortsätze von Ganglienzellen, die im höchsten Falle das ganze Mark der Länge nach durchsetzen. Sie geben dabei fortwährend Kollateraläste für das zentrale Nervennetz ab, und entsenden periphere Fasern wie die Mauthnersche Faser der Knochenfische und die Kolossalfasern der Anneliden, wobei ein etwaiger weiterer Zusammenhang mit anderen Ganglienzellen, die später dominant werden können, ihr Verhalten nicht weiter beeinflußt. Zu den langen Bahnen können auch manche Teilungsäste von sensorischen Fasern gerechnet werden, ungeachtet dessen, ob ihr Ursprung inter- oder extramedullär erfolgt, da dies doch keinen Gegensatz bedeutet, wie im dorsalen Vaguskern der Fische zu sehen ist.

Kurze Bahnen sind Verbindungen zwischen Ganglienzellen auf kurze Entfernungen, worüber ich auf meine kürzlich erschienene Studie verweise (5). So unter anderem viele Fasern, wenn nicht alle, im Lateralstrange des Rückenmarkes und die hier für die Anneliden und Tracheaten aufgeführten. Auch aus ihnen können periphere Fasern abgehen.

Selbstverständlich fasse ich diese beiderlei Bahnen nicht als

Gegensätze auf, denn sie sind sicherlich durch zahlreiche Uebergänge miteinander verknüpft, da die Längsfasern überall durch Kollaterale, auch im Rückenmarke, wie ich es gezeigt habe (4, 5) mit Nachbarteilen verbunden sind.

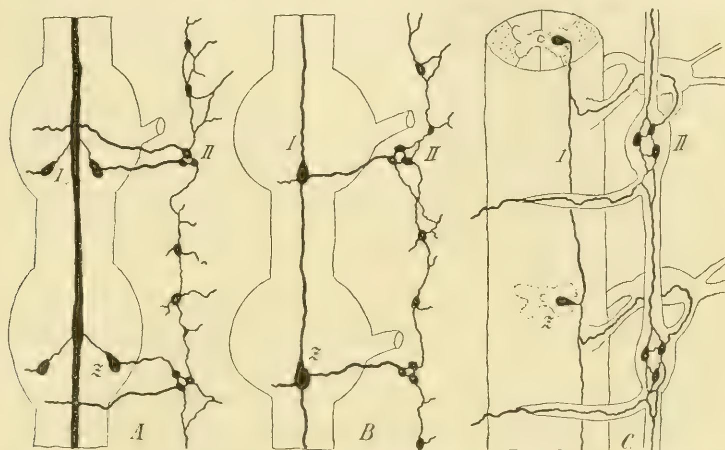
Rückenmark und Bauchmark zeigen somit folgende gleiche Strukturgemeinschaften. Ganglienzellen entsenden solche Fortsätze, die zu peripheren Fasern der einen oder der anderen Markhälfte werden können. Dann gibt es lange und kurze Bahnen, von denen alle peripheren Fasern abgehen können. Die sensorischen Fasern sind Fortsätze von Spinalganglienzellen und Ganglienzellen peripherer Netze, soweit sie nicht schon in das Zentralnervensystem einbezogen sind. Daneben gibt es Verbindungsbahnen, d. h. Fortsätze von Ganglienzellen, die gewisse Teile — soweit sie lange Bahnen sind und auch kurze, und hierher gehören die Kleinhirnfasern PURKINJEscher Zellen — des Zentralnervensystems in Zusammenhang setzen. Die Zellen wie auch diese Bahnen geben aber keine peripheren Fasern ab.

Ich meine, auf dieser Basis weiter gearbeitet, wird das Zentralnervensystem seine Geheimnisse besser offenbaren, als wenn zu diesem Zweck sekundär verkürzte Zentralnervensysteme (Carcinus) oder durch Parasitismus veränderte (Ascaris) zum Studium herangezogen werden.

Zum Schlusse möge hier noch ein Vergleich angestellt werden, welcher möglicherweise bei der Verfolgung des Zusammenhanges des Sympathicus der Chordaten mit zentralen Teilen in seinen Ergebnissen einen Wegweiser abgeben könnte. Manches bei dieser Ausführung ist freilich hypothetisch.

Ausgehend von dem Verhalten des Arthropoden-Sympathicus, wie er sich uns in schematischer Klarheit bei den Carabiden zeigt, bei denen eine Zentralstelle, die große Sympathicuszelle nämlich, in gleichen metameren Abständen an ein mehrzelliges Gangliensystem Aeste abgibt, von welchen Ganglien dann Verbindungen zu einem diffusen Nervennetz gelangen, ließe sich das Bekannte bei Lumbricus etwa so ergänzen, daß ihre großen Mittelzellen den großen Sympathicuszellen der Carabiden gleichgestellt werden. Bezüglich der Lage würden sich ja keine Schwierigkeiten ergeben,

falls wir erwägen, daß dieselben von hinten und unten am Ganglion nach aufwärts verschoben würden nach erfolgter Lockerung ihres Verhältnisses zum Bauchmarke, das wieder als eine Folge höherer Konzentration zu betrachten wäre. Es würde allerdings bei ihnen noch eine Abgabe von peripheren Nerven nicht nur von den großen Zellen aus, sondern auch von den sie verbindenden Bahnen, der Kolossalfaser, erfolgen. Dieser Zustand würde dann sekundärerweise bei den Tracheaten überwunden sein, indem die starke Längsfaser nunmehr bloß als zentrale Leitungsbahn dient. Bei Lumbricus könnten wir dann jenes periphere Ganglienstrangsystem



Textfig. 5. Drei Schemata, das Verhalten des Sympathicus zum Bauchmark- bezw. zum Rückenmark zeigend. *A* Erdwurm, *B* Laufkäfer, *C* Chordat.

(Textfig. 5 *II*), mit welchem bei den Arthropoden der zentrale Teil des Sympathicus zusammenhängt, ohne Gefahr dafür voraussetzen dürfen, angesichts ähnlicher weit verbreiteter Zustände, daß es sich nicht bewahrheiten würde.

Wir würden daraufhin zu unterscheiden haben zwischen einem zentralen (A, B *I)* und einem peripheren Teil des Sympathicus *(II)*. Bei den Chordaten ist dieser bis zu einem gewissen Grade konzentrierte periphere Teil als Grenzstrang (C *II)* bekannt. Dieser Grenzstrang hängt mit den Spinalganglien zusammen, durchaus nicht unähnlich der Angliederung des peripheren Sympathicusastes der Arthopoden an einen peripheren Nervenstamm. Es würde in jenem peripheren Teil des Tracheatensympathicus das Analogon des Grenzstranges der Chordaten zu erblicken sein.

Woher kommen aber die sympathischen, das Spinalganglion durchsetzenden Fasern, aus welchem Teil des Rückenmarkes und hängen sie am Ende nicht auch mit gewissen Zellen des polymorphe Zellen führenden Spinalganglions zusammen? Das wissen wir nicht. Allein in Anbetracht dessen, daß bei den hier behandelten bilateralsymmetrischen Achordaten eine zentrale Kettenverbindung sich zeigt, eine solche aber als kurze Bahn auch in den Seitensträngen des Rückenmarkes bekannt ist (4, 5), so liegt es nahe genug daran zu denken, daß wenigstens in einem Teil jener kettenförmigen Seitenstrangbahnen bei Chordaten der zentrale Sympathicusteil *(I)* vorliegt. Bekanntlich ist die Annahme ja nicht neu, daß im Seitenstrang sympathische (trophische) Bahnen zu suchen sind.

Damit wird die Bildung des sympathischen Grenzstranges aus einem diffusen Nervennetze vorausgesetzt, allerdings aus einem solchen wie das der Tracheaten etwa ist und das bereits kleinere konzentrierte Ganglien besitzt, somit nur die bestehenden Verbindungen dieser untereinander nach gewisser Richtung sich zu verdichten haben.

Jedenfalls ist der Körpersympathicus, welcher nur bei Chordaten mit dem des Kopfes einheitlich wurde, in der aufgeführten Form eine Errungenschaft der bilateralen Formen, denn bei den Mollusken, von den anderen ganz zu schweigen, kommt es nie zur völligen Trennung des Sympathicus des Körpers (das System der hinteren Eingeweideganglien mit ihren langen Kommissuren) von sensibeln Nerven von Sinnesorganen. Dies mag aber bloß eine Anlagerung sein.

Heidelberg im Juni 1910.

Literatur.

1) Bethe, A., Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus maenas etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1895.

2) Friedländer, B., Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems von Lumbricus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVII, 1888.

3) Haller, B., Beiträge zur Kenntnis der Textur des Zentralnervensystems höherer Würmer. Arbeiten a. d. Zool. Instit. in Wien, Bd. VIII, 1889.

4) Haller, B., Untersuchungen über das Rückenmark der Teleostier. Morph. Jahrb., Bd. XXIII, 1895.
5) — Weitere Beiträge zur Lehre von der Kontinuität des Nervensystems. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXVI, 1910.
6) Ueber den allgemeinen Bauplan des Tracheaten-Syncerebrums. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXV, 1905.
7) Hermann, E., Das Zentralnervensystem von Hirudo medicinalis. München 1875.
8) Lenhossék, M. v., Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIX, 1892.
9) Leydig, Fr., Vom Bau des tierischen Körpers. Tübingen 1864.
10) — Die riesigen Nervenröhren im Bauchmark der Ringelwürmer. Zool. Anz., 1886.
11) Michels, H., Beschreibung des Nervensystems von Oryctes nasicornis etc. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIV, 1880.
12) Nansen, Fr., The Structur and Combination of the histological Elements of the Central Nervous System. London 1887.
13) Retzius, G., Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems der Würmer. Biol. Untersuchungen. Neue Folge, Bd. II. Stockholm 1891.
14) — Das Nervensystem der Lumbriciden. Ebendort, Bd. III, 1892.
15) Rohde, E., Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chaetopoden. Zool. Beitr. v. A. Schneider, Bd. II, 1887.

Tafelerklärung.

Tafel 22.

Die Figuren 1—5 beziehen sich auf Lumbricus terrestris L.

Fig. 1. Auf einem horizontalen Längsschnitte durch zwei Knoten des Bauchmarkes die Verhältnisse der Ganglienzellen nach Methylen- und, zum geringeren Teil, nach Golgi-Präparaten zusammengestellt. *pn* paariger, *un* unpaarer Nerv.

Fig. 2. Querschnitt durch das Bauchmark, einen der beiden paarigen Nerven treffend. Alles nach drei Methylenpräparaten eingetragen.

Fig. 3. Gleiches etwas vor dem vorigen Schnitt nach zwei Methylenpräparaten. *Kf* Kolossalfaser, *gf* Blutgefäßreste. Die Längsfaserbündel mit unterbrochener Kreislinie.

Fig. 4. Ein Stück aus einem Querschnittes aus der Ganglienzelltage der ventralen Seite vom Bauchmark. *ng*, *ng'* Neurogliazellen; oben ein Gefäß, violett. Vergr. $^4/_8$ Reichert.

Fig. 5. Ein Stück aus einem sagittalen Längsschnitt des Bauchmarkes, die mittlere Kolossalfaser *Kf* treffend, die sich teils mit dem zentralen Nervennetz, teils mit ventralwärts gelegenen Ganglienzellen verbindet. Vergr. $^3/_6$ Reichert.

Fig. 6. Lumbricus communis Hoffm. Aus einem horizontalen Längsschnitt des Bauchmarkes, die eine Kolossalfaser treffend. *ng* Neuroglianetz der Scheide. Vergr. $^4/_8$ Reichert.

Tafel 23.

Fig. 7. L. communis. Aus einem Querschnitt des hinteren Bauchmarkendes, die drei Kolossalfasern *Kf*, *Kf'*, *Kf''* zeigend. *ng* äußere Neurogliascheide, *m* Muskelquerschnitte in der Nervenhülle. Vergr. $^3/_6$ Reichert.

Fig. 8. Carabus silvestris F. Das Bauchmark von oben, ohne das Präthorakalganglion. Der Körper-Sympathicus blau. *tg* Thorakal-, *ag* Analganglion; *1*—*7* Abdominalganglien.

Fig. 9. C. silvestris. Querschnitt zwischen dem vorderen und hinteren Nerven des dritten Abdominalganglions.

Fig. 10. C. silvestris. Desgleichen vom vorderen Ganglionende. Beides nach Karminpräparaten.

Fig. 11. C. silvestris. Auf einem horizontalen Längsschnitte durch das zweite und dritte Abdominalganglion die Verhältnisse der Ganglienzellen nach mehreren Methylenpräparaten eingetragen. *vn* vorderer, *hn* hinterer Nerv; *cm* Längskommissuren; *rz* die Riesenzellen des Sympathicus.

Fig. 12. C. auratus L. Stück aus einem horizontalen Längsschnitte eines Bauchmarkknotens. *ng* grobes, *fn* feines zentrales Nervennetz. Vergr. $^4/_8$ Reichert.

Fig. 13. C. auratus. Stück aus einem Querschnitte des Bauchmarkknotens. Ventrale Seite. *gn* grobes, *fn* feines zentrales Nervennetz; *kg* kleinste Ganglienzellen; *ah* äußere, *ih* innere (neuroglíale) Nervenhülle. Vergr. $^4/_8$ Reichert.

Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Thorakalbeine bei den Spinnen.

Von

Dr. **Reinhold Janeck**, Insterburg.

Hierzu 35 Figuren im Text.

In meiner Arbeit: Die Entwickelung der Blättertracheen und der Tracheen bei den Spinnen, 1909, war ich mir der Schwierigkeiten, die die Untersuchung dieser vielumstrittenen Organe bieten würden, wohl bewußt und ebenso, wie ich damals nicht imstande war, die offenen Fragen zu einer einwandfreien Lösung zu führen, ebensowenig kann ich von meinen heutigen Untersuchungen behaupten, daß sie abschließende Resultate zutage fördern, doch hoffe ich durch nachstehende Untersuchungen, die als Fortsetzung meiner oben erwähnten Arbeit anzusehen sind, der endgültigen Lösung der Probleme einen Schritt näher gekommen zu sein und Anregung zu neuer Forschung geschaffen zu haben.

In der erwähnten Arbeit war ich zu dem Schlusse gekommen, daß die Lungen der Spinnen aus einer kompakten Zellenmasse hervorgehen, die offenbar ektodermaler Natur ist, und daß auf ähnliche Weise die Tracheen entstehen. Die an den früheren Entwickelungsstadien auftretende Faltenbildung an dem zweiten Abdominalfuß, welche nach vielen Autoren die Anlage zur späteren Lunge bildet, steht meiner Meinung nach in keiner direkten Beziehung zur Lungenbildung. Ich ließ es unentschieden, ob dieser Faltenbildung an der Unterseite der zweiten Abdominalextremität eine phylogenetische Bedeutung zukommt, oder ob sie lediglich entwickelungsmechanisch zu erklären ist. Damals hatte ich der Faltenbildung an den Thorakalbeinen weiter keine Bedeutung bei-

gelegt. — Meine heutigen Untersuchungen beschäftigen sich nun hauptsächlich mit der Faltenbildung an diesen Beinanlagen. — Zu meinen heutigen Untersuchungen diente mir das gleiche Material wie damals. Auch habe ich, wo irgend angängig, die gleichen Schnittserien benutzt, die ich bei Anfertigung der Zeichnungen in der vorigen Arbeit verwendete, sowohl aus praktischen Gründen, als auch um die Kritik über beide Arbeiten zu erleichtern.

Was das Geschichtliche betrifft, so brauche ich nur auf den entsprechenden Abschnitt meiner ersten Arbeit zu verweisen. Außer den dort besprochenen Arbeiten kommen noch folgende Arbeiten für uns in Betracht. Erstens die von G. WALLSTABE: *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte der Araneinen.* Die Entwickelung der äußeren Form und Segmentierung,

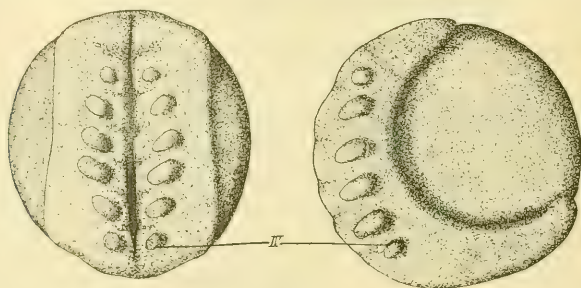


Fig. 1.

Zool. Jahrb. Anat. 1908, und zweitens die von MONTGOMERY: On the spinnerets cribellum, colulus, tracheae and lungbooks of Araneds, Philadelphia 1909. In dieser letzterwähnten Arbeit beschreibt MONTGOMERY unter anderem die Entstehung der Lungen. Er hat die gleichen Bilder wie ich gefunden, was seine Zeichnungen bestätigen, und schließt sich in seiner Ausführung ganz meiner Ansicht über die Entstehung und das Verschwinden der Falten an den Abdominalbeinen sowie über die endgültige Entwickelung der Lunge an. Auch hat er die Entstehung der Tracheen verfolgt und sieht ihren Ursprung in einer kleinen Falte vor den Spinnwarzen, die sich schon auf Stadien vor der Umrollung zeigt. Ich habe die Entwickelung der Tracheen vom entwickelten Tier zurückverfolgt bis zur Umrollung. Ein Weiterverfolgen der Anlage hielt ich nicht recht für möglich, da auf den jüngeren Stadien an den in Frage kommenden Körperstellen sich eine größere An-

zahl Falten befindet, die sich nur wenig voneinander unterscheiden, so daß ich auch heute, nachdem ich meine Untersuchungen noch einmal nachgeprüft habe, noch nicht wagen möchte, eine dieser Falten als Anlage der Tracheen zu bezeichnen.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 6.



Fig. 4.

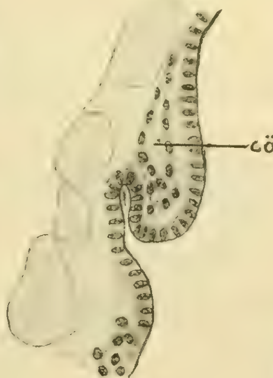


Fig. 5.



Fig. 7.

Was die Arbeit von Wallstabe betrifft, so befaßt sich dieselbe nicht nur mit der äußeren Form, sondern auch mit der inneren Morphologie des Embryos. Wallstabe hat Schnittserien angefertigt und die Entstehung, Gestaltung und Einwucherung der

Segmenthöhlen in die Extremität zweifellos klargelegt. Ich habe dieselben eingehend betrachtet, da diese Organe auch für uns von größtem Interesse sind, doch habe ich den WALLSTABEschen Untersuchungen nichts beizufügen und verweise daher auf jene Arbeit. Bestreiten möchte ich allerdings die Entstehung der Lunge aus den Falten der zweiten Abdominalextremität. Die kürzlich erschienenen Arbeiten von PURCELL: Development and origin of the respiratory organs in Araneae und The phylogenie of the Tracheae in Araneae zeichnen sich durch Reichhaltigkeit und Sorgfalt aus. Ich möchte dieselben hier vorläufig übergehen, da sie demnächst an anderer Stelle eine eingehende Würdigung finden werden.



Fig. 8.

Gehen wir jetzt zu den Untersuchungen über, und betrachten wir zunächst ein Stadium, an dem wohl die Thorakalbeine, jedoch noch nicht die Abdominalanhänge nachweisbar sind.

Fig. 1 stellt einen derartigen Embryo von vorn und von der Seite dar. Die beiden Keimstreifenhälften sind im Begriff auseinanderzuweichen. Die 6 Thorakalgliedmaßenpaare sind in Gestalt von Vorstülpungen angelegt. Das vierte Thorakalbein ist in Fig. 1 mit *IV* bezeichnet. Betrachten wir dieses Stadium auf schrägen Transversalschnitten, so bekommt man zuerst Schnitte durch das linke vierte Thorakalbein, die in Fig. 2—7 abgebildet sind. Das Bein ist, wie aus den aufeinander folgenden Zeichnungen hervorgeht, nur eine Hervorstülpung, in derem Innern sich eine Cölomhöhle befindet, welche besonders auf Fig. 5 *(cö)* deutlich zutage tritt. Eine weitere Ausführung dieser Serie ist wohl nicht nötig.

Die übrigen Thorakalbeine erscheinen und verschwinden in genau der gleichen Weise, nur ist die Anlage des ersten, zweiten und dritten entsprechend größer, wie ja auch schon aus Fig. 1 hervorgeht; in gleicher Weise nehmen auch die Cölomhöhlen an Volumen zu.

Das folgende Altersstadium ist das Stadium, welches ich in



Fig. 9.

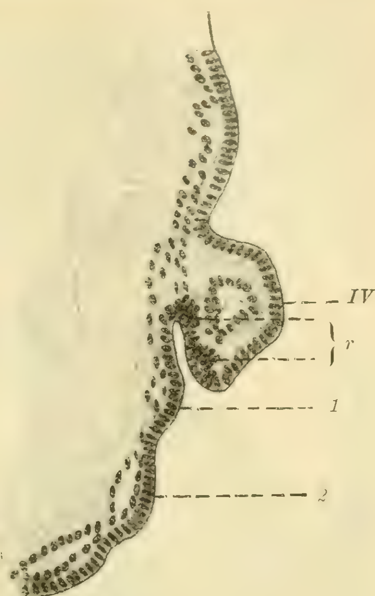


Fig. 10.



Fig. 11.


Fig. 12.


Fig. 13.

meiner vorigen Arbeit zuerst behandelte. Fig. 8 stellt den Embryo in diesem Alter dar. Die Untersuchungen nahm ich an der seinerzeit schon benutzten Sagittalschnittserie vor. Fig. 9 zeigt einen solchen Schnitt, *IV* stellt die vierte Thorakalextremität vor. Hierauf folgt die erste Anlage des ersten, bald wieder verschwindenden, Abdominalbeins *(1)* und dann die des zweiten Abdominalbeines. Alle drei Anlagen sind mit Cölomhöhlen versehen. Betrachten wir einen der Medianebene näher gelegenen Schnitt (Fig. 10), so

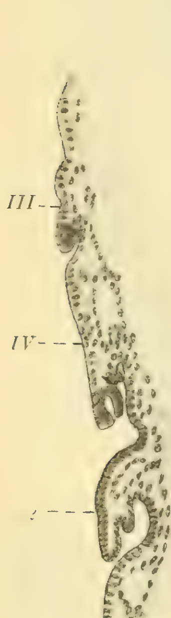


Fig. 14.



Fig. 15.

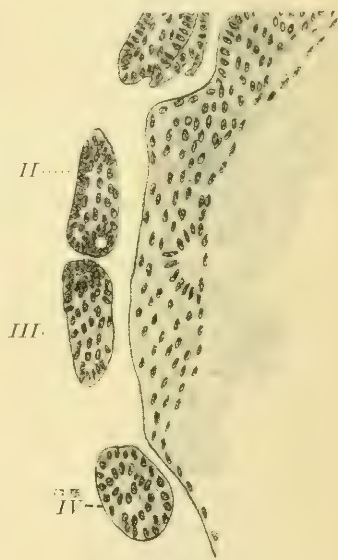


Fig. 16.

zeigt sich die deutlichere Abhebung des vierten Thorakalbeins. In demselben liegt in der Mitte die Cölomhöhle und am Rand, an der der Körperseite zugewandten Seite, zeigen sich zwei eigenartige Zellanhäufungen (Fig. 10 *r*), die auf den nächsten Schnitten (Fig. 11 u. 12) in zwei Höhlungen übergehen, die sich nach außen öffnen. Diese Höhlungen sind von geringer Größe, und daher ist ihr Erscheinen und Verschwinden auf eine kleine Anzahl von Schnitten verteilt.

Was die abdominale Gliederung betrifft, so haben wir früher

schon gesehen, daß auf diesem Altersstadium 7 Abdominalsegmente mit entsprechenden Cölomhöhlen sichtbar sind, von denen die Segmente 2—5 deutliche, jedoch noch nicht differenzierte Anhänge aufweisen.

Auf der nächstälteren Schnittserie finden wir am zweiten Abdominalanhang schon eine deutliche Faltenbildung, Fig. 14 *(2)*, im übrigen sind die Abdominalanlagen in Größe und Form ähnlich den Thorakalanlagen von Fig. 2 bis Fig. 7. Betrachten wir die Schnitte durch die vierte Thorakalextremität, so zeigt sich die eine der beiden obenerwähnten Höhlungen deutlich. Die andere, die der Ansatzstelle der Extremität am nächsten liegt, ist nicht deutlich sichtbar, da sich das Bein an dieser Stelle fest an den Körper anschmiegt. Einige Schnitte weiter zeigt sich ein ähnliches Bild am dritten Thorakalbein, Fig. 15. Bei beiden Beinanlagen war es mir nicht möglich, einen deutlichen Hohlraum in diesen ektodermalen Einstülpungen eher wahrzunehmen, als bis sich die Oeffnung nach außen zeigte, was ich hauptsächlich auf den äußeren Druck der Eihaut zurückführen möchte. Am zweiten Thorakalbein sind diese Falten etwas der Spitze genähert, so daß das Bein an der entsprechenden Stelle in einem mit dem Körper nicht mehr zusammenhängenden Querschnitt getroffen ist. Es treten jetzt also auch die gleichen Erscheinungen am zweiten Thorakalbein auf, wie am dritten und vierten, und im Gegensatz zu den letzteren läßt sich hier der Hohlraum zweifellos feststellen (Fig. 16).

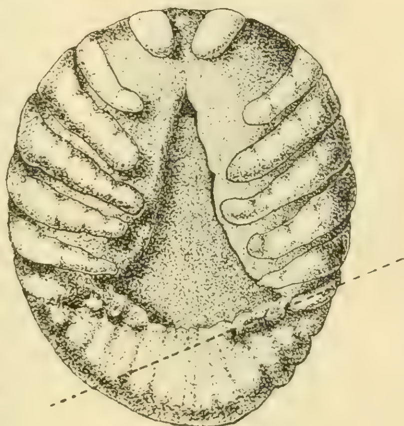


Fig. 17.

Am ersten Thorakalbein konnte ich auf diesem Stadium die Höhlungen noch nicht zweifellos nachweisen.

Was die innere Differenzierung der Beinanlagen betrifft, so zeigt sich nichts Wesentliches. Besonders deutlich sind die schon erwähnten Segmenthöhlen mit ihren Vorwucherungen in die Extremität zu sehen. Im übrigen verweise ich da auf die Arbeit von Wallstabe.

Das nun folgende Altersstadium ist in Fig. 17, von der ven-

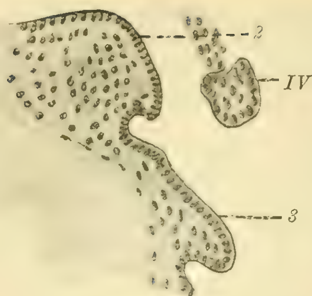


Fig. 18.

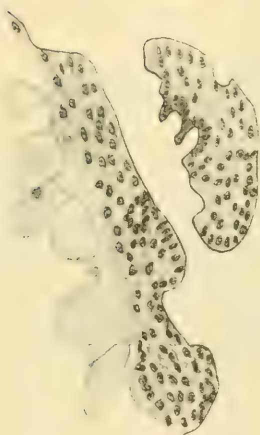


Fig. 19.



Fig. 20.

tralen Seite aus gesehen, abgebildet. Die beiden Keimstreifenhälften sind im thorokalen Teil weit auseinander gewichen. Der abdominale Teil ist ventralwärts stark nach vorn gewölbt, so daß die Verbindungslinien der Ansatzstellen von Thorakal- und Abdominalbeinanlagen nahezu senkrecht aufeinander stehen. Würde man nun eine Schnittserie betrachten, deren Richtung durch die punktierte Linie angedeutet ist, so würden die Thorakalbeinanlagen nicht wie bisher auf Quer-, sondern auf Längsschnitten getroffen werden.

Verfolgt man nun die Schnittserie in der Reihenfolge, daß man zuerst Durchschnitte durch die abdominalen Anlagen bekommt (die erste Abdominalbeinanlage ist nicht mehr erkennbar) und von da nach dem vorderen thorakalen Teil des Embryos geht, so wird auf den ersten Schnitten die abdominale Anlage getroffen (Fig. 18, *2* u. *3*), hierbei erhält man schon tangentiale Schnitte durch das vierte Thorakalbein *(IV)*.

Eine Differenzierung dieser Anlage zeigt sich auf den nächsten Schnitten, und da diese Schnittrichtung für die uns interessierenden Organe entschieden günstiger ist als beim vorigen Altersstadium, so sind dieselben auch weit deutlicher sichtbar. Fig. 19 stellt einen Schnitt durch die Höhlung sowie ihren Ausgang dar. Fig. 20 ist dann ein weiterer Schnitt, der

die Beinanlage in ihrer größten Ausdehnung trifft. Die ektodermalen Höhlungen sind nicht mehr vorhanden. Dafür zeigen sich im Innern der Anlage zwei Hohlräume (Fig. 20 *h*), die jedoch mit der Segmenthöhle am Grund der Extremität nichts zu tun haben, da auf den nun folgenden Schnitten die Segmenthöhle (Fig. 21 *s*) erscheint, wo von den erst erwähnten nichts mehr zu sehen ist. Ob nun diesen Höhlungen irgendwelche Bedeutung beizumessen ist, ist mir jedoch zweifelhaft, da ihr Auftreten an den verschiedenen Altersstadien sowie an verschiedenen Objekten gleichen Alters weder an bestimmte Stellen noch an eine bestimmte Anzahl gebunden ist. Ihr Hohlraum ist meist mehr oder weniger mit Plasma gefüllt. Aus den erwähnten Gründen werde ich diese Art von Hohlräumen nicht weiter verfolgen, möchte sie jedoch erwähnt haben. Anders steht es mit der Höhlung *cö* (Fig. 21). Auf der erwähnten Figur zeigt sich noch der Zusammenhang mit der Segmenthöhle, der auf nur wenigen Schnitten sichtbar ist. Durch Vergleiche zeigt es sich, daß dies die in allen Extremitäten auftretende Höhlung ist, die ich schon früher erwähnt habe, und die weiter nichts ist als eine Ausstülpung der Segmenthöhle in die Extremität.



Fig. 21.

Auf den nächsten Schnitten verschwindet das vierte Thorakalbein, und das dritte erscheint in ziemlich gleicher Weise, den entsprechenden Schnitten erscheinen auch hier die ektodermalen Höhlungen, die sich hier in selten schöner Vollkommenheit zeigen. Fig. 22, 23 und 24 stellen aufeinanderfolgende Schnitte durch diese Beinanlagen dar. In gleicher Weise zeigen sich die Anlagen an der zweiten und ersten Thorakalbeinanlage.

Vergleicht man diese Schnittserie mit gleichalterigen oder auch jüngeren resp. älteren, die in anderer Richtung geschnitten sind, so werden doch im wesentlichen diese Ektodermhöhlen gleiche Bilder zeigen und in gleicher Weise auftreten und verschwinden, was nur möglich ist, wenn der innere Hohlraum annähernd kugelförmig ist.

Wir haben es also mit zwei in der Längserstreckung des



Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 24.

Beines nebeneinander liegenden kugelförmigen Einstülpungen am Grunde der Extremität auf der dem Körper zugekehrten Seite zu tun.

Was die Abdominalanlagen betrifft, so ist die Faltenbildung an der zweiten Abdominalextremität weiter fortgeschritten, und die Extremität schon mehr in den Körper hineingezogen. Die übrigen zeigen keine weitere Umgestaltung.

Das nächste Stadium, das wir näher ins Auge fassen wollen, ist bedeutend älter und ist ein Stadium kurz vor der Umrollung. Die Abdominalanlagen sind als solche nicht mehr zu sehen und an der dem zweiten Abdominalbein entsprechenden Stelle befindet sich ein Organ (Fig. 25), das auf den ersten Blick den Eindruck eines Uebergangsstadiums zwischen der faltentragenden Extremität und der Lunge macht, wie ich in voriger Arbeit erörtert habe. Untersuchen wir auf einer entsprechenden Frontalschnittserie die Thorakalbeine und gehen wir von Schnitten aus, die die Beinanlagen an ihren Ansatzstellen treffen, so zeigen sich zuerst beiderseits von jeder Extremität seitliche Einstülpungen (Fig. 27 *a*), die ich als eine sekundäre Einfaltung mechanischer Ursache erklären möchte, da dieselben bei verschiedenen Serien in verschiedener Gestalt auftreten und überhaupt in ihrem Erscheinen sehr unregelmäßig sind. Nach einigen Schnitten treten dann die kugeligen Höhlungen am Grund der Extremität auf (Fig. 28 u. 29). Wunderbar ist,

daß bei dieser Serie ganz ähnliche Höhlungen wie auf Fig. 28 und 29 nicht allein am Grund der Extremität, sondern noch einmal ziemlich nahe an dem freien Ende der Extremität auftreten (Fig. 31 *h*). Auch an der vorigen Schnittserie zeigten sich an den

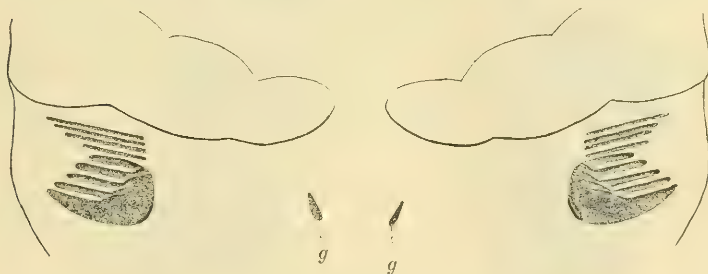


Fig. 25.

entsprechenden Stellen Zellanhäufungen, aber Höhlungen, wie wir sie am Grunde der Extremität fanden, waren nicht sichtbar, auch waren, wo diese Anhäufungen auftraten, dieselben nur in Einzahl. Hier treten sie in Zweizahl und in ähnlicher, wenn auch nicht



Fig. 26.



Fig. 27.



Fig. 28.

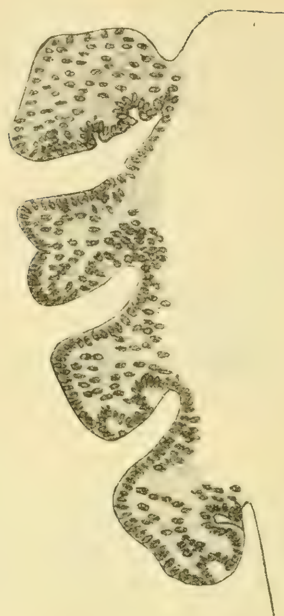


Fig. 29.



Fig. 30.

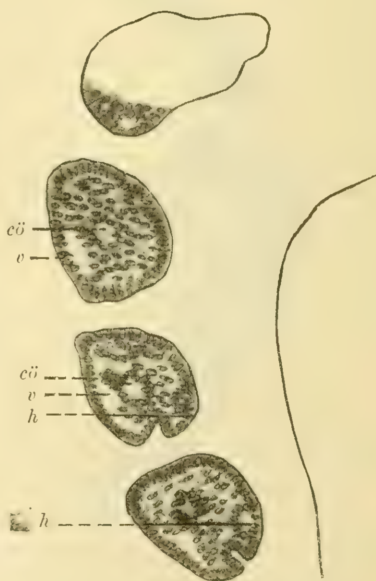


Fig. 31.

vollkommen gleicher Ausbildung auf, wie am Grunde der Extremität. Ob dieselben die gleiche Bedeutung haben, wie die besprochenen, lasse ich dahingestellt.

In der Extremität ist die Cölomhöhle deutlich zu sehen, doch ist der Zusammenhang mit der Segmenthöhle nur durch einen sehr schmalen Gang gebildet (Fig. 26 *cö*, *s*).

Bei dieser Serie habe ich mich bei Anfertigungen der Zeichnungen auf die genaue Ausführung der Thorakalgliedmaßen beschränkt, da die weitere Ausbildung des Körpers für uns von geringerer Bedeutung ist (Ausnahme Fig. 26).

Verfolgt man nun die weiteren Altersstadien bis zur Umrollung, so zeigen sich keine wesentlichen Unterschiede mehr. Die zwei kugeligen Höhlungen am Grunde der Extremität erscheinen in gleicher Gestalt, ohne an Größe noch viel zuzunehmen. Auch ziemlich nahe am vorderen Ende der Extremität zeigen sich an den verschiedenen Thorakalbeinanlagen Zellanhäufungen, auch ist hier und da eine Höhlung wahrzunehmen, doch treten diese Erscheinungen zu selten und unregelmäßig auf, um sie als typisch zu bezeichnen und dementsprechend zu würdigen. Segment- und Extremitätenhöhlen zeigen keine wesentlichen Aenderungen, die Verbindung zwischen beiden bleibt ebenfalls als ein schmaler, nur auf ein bis zwei Schnitten nachweisbarer Gang bestehen.



Fig. 32.

Nun kommt es darauf an, den Serien nach der Umrollung seine Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Fig. 32 stellt das Schema eines sich kurz nach der Umrollung befindlichen Embryos dar.

Die Cölomhöhlen der Extremität und die Segmenthöhlen sind, wenn auch nicht so deutlich markiert, so doch nachweisbar (Fig. 33 *S*). Was die uns am meisten interessierenden kugeligen Höhlungen betrifft, so konnte ich dieselben nicht mehr finden. Es wäre undenkbar, dieselben, falls sie noch vorhanden wären, zu übersehen; denn in welcher Richtung die Schnitte auch ge-

führt wären, so müßten sie infolge ihrer Gestaltung doch stets erkennbar sein. Ich habe die verschiedensten Schnittrichtungen benutzt und die Höhlungen nicht gefunden, auch nichts, was darauf hindeutete, daß eine wesentliche Gestaltveränderung mit denselben stattgefunden hätte. Im Gegenteil zeigt das Gewebe an den entsprechenden Stellen eine vollkommen gleichmäßige Struktur. — Es bleibt uns also nur anzunehmen, daß im Verlaufe



Fig. 33.

der Umrollung die Höhlungen resorbiert worden sind. Fig. 33 stellt einen Sagittalschnitt durch die Ansatzstelle der Extremität dar, Fig. 34 und 35 mehr nach der Seite zu liegende Schnitte, welche nur die Beinanlagen treffen. An den drei letzten Thorakalbeinen, welche ich nur abgebildet habe, ist auch eine deutlich auftretende, gegen das Körperparenchym scharf abgegrenzte Cölomhöhle nicht sichtbar. Die nächsten Serien zeigen nun die Bildung

der Muskeln in den Extremitäten, sekundäre Bildungen von Bluthohlräumen, die schon auf Fig. 34 und 35, wenn auch von geringem Volumen, sichtbar waren, Vorstülpungen des Bauchmarks treten in den oberen Teil der Extremität, an der Oberfläche treten scharf die Einfaltungen rings um die Extremität auf, welche die Grenzen der einzelnen Glieder der Extremität markieren, kurz eine allmähliche ununterbrochene Entwickelung bis zum wohlentwickelten Spinnenbein findet statt.

Ich glaube also hier meine Untersuchungen abbrechen zu können, und es bleibt nur noch die Frage offen, ob diese Unter-



Fig. 34.



Fig. 35.

suchungen zu irgendeiner Theorie Anlaß geben können, und wenn das möglich ist, zu welcher.

Fassen wir noch einmal die Befunde kurz zusammen, so ergibt sich erstens, daß bei den Spinnen, speziell bei Lycosa amentata die Thorakalextremitäten sich in den ersten Stadien lediglich als Vorstülpungen, wie die schon früher eingehend untersuchten Abdominalanhänge entwickeln. Sowohl diese wie jene bilden das äußere Merkmal einer regelmäßigen Segmentierung, die wenigstens im Embryonalleben erhalten ist, und auch innerlich durch die am Grund der Abdominal- wie Thorakalbeine befindlichen Segmenthöhlen bestätigt wird.

Mit zunehmendem Alter büßt der Embryo allmählich die Abdominalanhänge ein. Dieselben gehen ganz verloren mit Ausnahme der zweiten Abdominalanlage (die Spinnwarzen wage ich nicht, wie viele Forscher, als umgewandelte Beinanlagen anzusehen). An

der zweiten Abdominalextremität zeigen sich an der Innenseite allmählich mehrere Falten. Dieses Gebilde sinkt mehr und mehr in die Oberfläche des Körpers hinein. Es entstehen komplizierte Drehungen an der Faltenanlage, die genau zu untersuchen mir bis jetzt noch unmöglich war. Aber auch die Thorakalextremitäten weisen an genau den entsprechenden Stellen ähnliche Bildungen auf. Sie erscheinen auf einem Altersstadium, bei dem an den Abdominalanlagen noch keine Differenzierung wahrzunehmen ist. Diese lassen sich allerdings weniger als Falten bezeichnen, denn es sind in das Innere der Thorakalanlage einwuchernde Hohlräume mit deutlich ausgeprägtem Zylinderepithel von kugeliger Gestalt mit einer engen, etwas nach vorn gerückten Oeffnung nach außen. Sie treten von Anfang an in der Zweizahl auf und zwar zuerst an der dritten und vierten Extremität. Erst später treten diese Höhlungen in genau derselben Weise an der zweiten und ersten Extremität auf. An Größe nehmen dieselben nur wenig zu während der Weiterentwickelung. Auch zeigen sie bis zum Stadium der Umrollung keine Differenzierung oder sonstige Gestaltveränderung. Dieselben Gebilde können, wenn auch nicht in gleicher Vollkommenheit, auch noch einmal nahe am Ende der Extremitäten auftreten.

Nach der Umrollung ist am Abdomen von der zweiten Extremität nichts mehr zu erkennen, und an seiner Stelle befindet sich eine kompakte Zellenmasse, aus der sich dann später die Lunge entwickelt. Was die Thorakalbeine betrifft, so zeigen sich weder äußerlich noch innerlich Differenzierungen mit Ausnahme der Gliederung. Falten oder Einwucherungen, wie wir sie vor der Umrollung gesehen haben, existieren nicht mehr. Die Falten, die sich zeigen, sind rein mechanisch zu erklären, denn bei ihnen ist weder eine bestimmte Regelmäßigkeit zu bemerken, noch zeigt sich das durch seine Regelmäßigkeit sofort in die Augen fallende Zylinderepithel der obenerwähnten Einstülpungen. Auch die innere Differenzierung ist nicht so deutlich. Wohl kann man am Grund der Extremität die Segmenthöhlen noch ziemlich sicher nachweisen, doch zeigt sich fürs erste kein regelmäßig auftretender Hohlraum. Die Hohlräume, welche auftreten, sind teils zusammenhängend, teils voneinander unabhängig, teils sind sie leer, teils mit Blutgerinnsel erfüllt; auch sind sie nicht durch ein ausgeprägtes Epithel ausgekleidet. Eine Vereinigung der kleineren Hohlräume zu ein oder zwei großen tritt erst später bei der Bildung der Muskeln und der Vorwucherung des Bauchmarks in

die Extremität ein. Doch diese Verhältnisse sind für uns augenblicklich belanglos. Wichtig ist für uns, daß während der Umrollung, bei der in ungeheuer kurzer Zeit der ganze Embryo eine so weitgehende Umgestaltung erfährt, er sowohl die Reste der Abdominalbeine, die Falten unter dem Rudiment der zweiten Abdominalextremität und die Höhlungen in den Thorakalbeinen verliert. Dazu kommt die bedeutende äußere Umgestaltung. Dies alles drängt mich dazu, folgende Frage aufzuwerfen.

Wir sind gewohnt, bei den höheren Insekten verschiedene ziemlich scharf abgegrenzte Metamorphosen zu unterscheiden. Die Spinnen, welche anerkanntermaßen auf einer ziemlich hohen Organisationsstufe der Arthropoden stehen, weisen derartige Metamorphosen oder Entwickelungsstadien nach Verlassen der Eihüllen nicht auf. Wäre es da nicht möglich, daß diese Entwickelungsstadien in das Embryonalleben der Spinnen zurückgedrängt sind, und wir in den embryologischen Stadien vor der Umrollung ein reduziertes Larvenstadium zu erblicken haben, das auf dem Wege der Umrollung erst sich umgestaltet zu einer Form, aus der dann ohne Unterbrechung die vollentwickelte Spinne hervorgeht?

Ich bin mir wohl bewußt, daß diese hypothetische Folgerung nur wenig Stützpunkte besitzt, doch hoffe ich, durch dieselbe Anregung zu weiterer Forschung nach dieser Richtung gegeben zu haben.

Literaturverzeichnis.

1) Montgomery, On the spinnerets cribellum, colulus, tracheae and lungbooks of Araneds. Natural Sciences of Philadelphia, 1909.
2) Purcell, Development and origin of the respiratory organs in Araneae. Quarterly Journ., Vol. LIV, I, 1909.
3) -- The phylogenie of the Tracheae in Araneae. Quarterly Journ., Vol. LIV, IV, 1910.
4) Wallstabe, Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung der Araneinen. Die Entwickelung der äußeren Form und Segmentierung. Zool. Jahrb. Anat., 1908.
5) Janeck, Die Entwickelung der Blättertracheen und der Tracheen bei den Spinnen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLIV, 1909.

Jahresbericht

der

Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena

für das Jahr 1909 erstattet von

Ludwig Wolff.

I. Sitzungen.

Im Jahre 1909 fanden 12 Gesamtsitzungen mit 12 Vorträgen, außerdem 9 Sitzungen der Sektion für Heilkunde mit 31 Vorträgen bezw. Demonstrationen statt.

A. Gesamtsitzungen

1. Sitzung am 15. Januar.

Herr Ziegler: Die Bienen und ihr Gehirn.

2. Sitzung am 29. Januar.

Herr Haeckel: Ueber die Psychologie der Radiolarien.

3. Sitzung am 19. Februar.

Herr Meyer: Antike Medizin im Lichte moderner Anschauungen.

4. Sitzung am 7. Mai.

Herr Loewe: Ueber neue Spektralapparate.

5. Sitzung am 21. Mai.

Herr Immendorff: Gewinnung des Luftstickstoffs und ihre Bedeutung für die Landwirtschaft und Technik.

6. Sitzung am 18. Juni.

Herr Lubosch: Ueber die embryonale Entstehung des Knorpelgewebes und ihre phyletische Bedeutung.

7. Sitzung am 2. Juli.

Herr Linck: Ueber die Bildung der Kalksteine.

8. Sitzung am 16. Juli.

Herr Frey: Ueber Resorption im Dünndarm.

9. Sitzung am 5. November.

Herr Biedermann: Wilhelm Müller und seine wissenschaftlichen Arbeiten.

10. Sitzung am 19. November.

Herr Binswanger: Ueber Erkrankungen des Gehirns.

11. Sitzung am 3. Dezember.

Herr Stahl: Die Blitzgefährdung der Bäume.

12. Sitzung am 17. Dezember.

Herr Rauther: Anpassungen der Atmungsorgane bei Süßwasserfischen.

B. Sitzungen der Sektion für Heilkunde.

(Bericht erstattet von Herrn Professor Dr. E. Hertel.)

1. Sitzung am 21. Januar.

1) Herr Berger: a) Zur Lokalisation der kortikalen Hörsphäre.
   b) Ophthalmoplegie, mit Krankenvorstellung.
2) „ Friedel: Ueber Mangantoxikosen (Krankenvorstellung).
3) „ Seige: Psychopathische Grenzzustände im Landstreichertum (Krankenvorstellung).
4) „ Schütz: Zur patholog. Anatomie der Nervenzellen und Neurofibrillen.
5) „ Baumgarten: Ueber psychische Infektion (Krankenvorstellung).

2. Sitzung am 4. Februar.

1) Herr Röpke: Die solitären Cysten der langen Röhrenknochen.
2) „ Thiemann: Seltene Epiphysenanomalien (Krankenvorstellung).
3) „ Krüger: a) Kniekehlenaneurysma (Krankenvorstellung).
   b) Operationen bei infantiler Muskeldystrophie (Demonstration).

3. Sitzung am 25. Februar.

1) Herr Stintzing: a) Tabes und Herzkrankheiten.
   b) Krankenvorstellung.
2) „ Lommel: Ueber die Möller-Barlowsche Krankheit.
3) „ Reichmann: a) Ueber chronische Versteifung der Wirbelsäule.
   b) Krankenvorstellung.

4. Sitzung am 13. Mai.

1) Herr Krüger: a) Ueber Pankreasnekrose, b) Ueber Lungenembolie — mit Demonstration.
2) „ Thiemann: a) Ueber Bronchialdrüsenexstirpation, b) Ein Fall von Lungenschuß — mit Demonstration.
3) „ Hartmann: Zur Diagnose und Therapie der Pyelitis.

5. Sitzung am 27. Mai.

1) Herr Stintzing: Krankenvorstellung.
2) „ Lommel: Zur Frage der Zuckerbildung aus Fett (bei Phlorizindiabetes).
3) „ Kionka: Ueber die Wirkungen von Salzgemischen auf den Darm.

6. Sitzung am 24. Juni.

1) Herr Binswanger: 2 Krankenvorstellungen.
2) „ Berger: Ueber den Sektionsbefund bei dem früher vorgestellten Fall von Ophthalmoplegie.
3) „ Friedel: Ueber einige Armnervenlähmungen, mit Krankenvorstellung.
4) „ Seige: Ueber Gefängnispsychosen, mit Krankenvorstellung.
5) „ Schütz: Ueber Erkrankungen des Stirnhirns, mit Krankenvorstellung.

7. Sitzung am 11. November.

1) Herr Wittmaack: Zur Kenntnis der Erkrankungen der Hörnerven.
2) „ Schötz: Die Aetiologie der brandigen Kehlkopfentzündungen.
3) „ Brünings: Tracheo-Bronchoskopie, mit Krankenvorstellungen.

8. Sitzung am 25. November.

1) Herr Seige: Wandertrieb bei psychopathischen Kindern. Krankenvorstellung.
2) „ Hartmann: Zur Kasuistik des Ureterprolapses.
3) „ Zinsser: Geschichtliches über den Hebammenstand und die Hebammenlehranstalt zn Jena.

9. Sitzung am 9. Dezember.

1) Herr Trembur: a) Wesen und Technik der Wassermannschen Reaktion (mit Demonstrationen).
b) Spirochaete pallida im Tuscheverfahren (Demonstrationen).

2) Herr Bennecke: Zur Therapie und Prognose des Tetanus.
3) „ Brünings: a) Bronchoskopische Mitteilungen.
b) Ueber Oesophagoskopie und ösophagoskopische Therapie (mit Demonstrationen).

II. Bibliothekarischer Bericht.

Im Tauschverkehr der Gesellschaft sind keine wesentlichen Aenderungen eingetreten.

Für die ihr gemachten Schenkungen spricht die Gesellschaft hierdurch ihren Dank aus.

Verzeichnis der im Jahre 1909 im Schriftenaustausch oder als Geschenk eingegangenen Veröffentlichungen:

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Deutsches Reich.	
1)	Berlin	Deutsche Chemische Gesellschaft	Centralblatt.
2)	„	Gesellschaft naturforsch. Freunde	Sitzungsberichte. Archiv für Biontologie.
3)	Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
4)	„	Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde	Sitzungsberichte.
5)	Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
6)	Erlangen	Physikalisch-medizinische Sozietät	Sitzungsberichte.
7)	Frankfurt a. M.	Senckenberg. naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
8)	„	„ „ „	Berichte.
9)	Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
10)	Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Acta nova.
11)	„	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
12)	„	Thüringisch-Sächsischer Naturwissenschaftlicher Verein	Zeitschr. f. Naturwissenschaften.
13)	Hamburg	Naturwissenschaftlicher Verein	Abhandlungen.
14)	„	„ „	Verhandlungen.
15)	Helgoland	Biologische Anstalt	Veröffentlichungen.
16)	Jena	Dr. Fischer	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik etc.
17)	„	„ „	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Ontogenie etc.
18)	Kiel	Wiss. Kommission z. Untersuch. d. deutschen Meere	Veröffentlichungen.
19)	Königsberg i. P.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
20) Leipzig	W. Engelmann	Morphologisches Jahrbuch.
21) Magdeburg	Museum für Natur- und Heimatkunde	Abhandlungen u. Berichte.
22) München	K. B. Akademie d. Wissensch., Math.-physik. Klasse	Abhandlungen.
23) „	„ „	Sitzungsberichte.
24) „	„ „	Festreden.
25) Reinerz	Schlesischer Bädertag	Verhandlungen.
26) Würzburg	Physikalisch-mediz. Gesellschaft	Sitzungsberichte.
27) „	„ „ „	Verhandlungen.

Oesterreich-Ungarn.

28) Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
29) Hermannstadt	Siebenbürgischer Verein für Naturwissenschaften	Verhandlungen u. Mitteilungen.
30) Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
31) „	„ „ „	Katalog Literatury Naukowej Polskiej.
32) Prag	K. Böhmische Gesellschaft der Wissenschaften	Sitzungsberichte.
33) „	„ „	Jahresberichte.
34) Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften, Math.-naturw. Klasse	Denkschriften.
35) „	„ „	Sitzungsberichte.
36) „	„ „	Anzeiger.
37) „	„ „	Mitteilungen der Erdbeben-Kommission.
38) „	K. K. Geologische Reichsanstalt	Jahrbuch.
39) „	„ „	Verhandlungen.
40) „	„ „	Abhandlungen.
41) „	K. K. Zoolog.-botan. Gesellsch.	Verhandlungen.

Schweiz.

42) Bern	Schweizer. Naturf. Gesellsch.	Denkschriften.
43) „	„ „ „	Verhandlungen.
44) „	„ „ „	Compte Rendu.
45) „	Naturforschende Gesellschaft	Mitteilungen.
46) Genf	Institut National Genevois	Bulletin.
47) „	„ „ „	Mémoires.
48) „	Société de Physique et d'Histoire naturelle	Mémoires.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Italien.	
49)	Bologna	Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna	Memorie.
50)	"	" "	Rendiconti.
51)	Florenz	Società Botanica Italiana	Nuovo Giornale.
52)	"	" " "	Bullettino.
53)	"	Società Entomologica Italiana	Bullettino.
54)	Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
55)	"	" " " "	Memorie.
56)	Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
57)	"	" "	Rendiconti.
58)	"	Zoologische Station	Mitteilungen.
59)	Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti: 1) Memorie.
60)	"	" " " "	2) Processi verbali.
61)	Portici	Laboratorio di zoologia generale e agraria	Bolletino.
62)	Rom	Laboratorio di Anatomia normale	Ricerche.
63)	Turin	Redaktion	Archivio per le Scienze Mediche.
64)	"	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
65)	"	" "	Atti.
66)	"	" "	Osservazioni meteorologiche.
		Monaco.	
67)	Monaco	Musée océanographique	Bulletin.
		Frankreich.	
68)	Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
69)	"	" " "	Mémoires.
70)	Marseille	Musée d'Histoire natur. (Zoologie)	Annales.
71)	"	Faculté des Sciences	Annales.
72)	Paris	Musée d'Histoire naturelle	Archives.
73)	"	" " "	Bulletins.
74)	"	Redaktion	L'Année Biologique.
75)	"	Société de Biologie	Comptes Rendus.
76)	"	Société zoologique de France	Mémoires.
77)	"	" " "	Bulletin.
78)	"	Redaktion	Archives de Zoologie expérimentale.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
79) Rennes	Faculté des Sciences	Travaux scientifiques de l'Université de Rennes.
80) Villefranche-sur-Mer (Alpes maritimes)	Laboratoire russe de Zoologie	Wissensch. Ergebnisse einer zoolog. Expedit. n. d. Baikalsee.
	Belgien.	
81) Antwerpen	Algemeen paedologisch Gezelschap	Paedologisch Jaarboek.
82) Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts, Classe des sciences	Bulletins.
83) "	" "	Mémoires.
84) "	" "	Mém. couronnés (8⁰).
85) "	" "	Mém. cour. (4⁰).
86) "	" "	Annuaire.
87) "	Société entomologique	Annales.
88) Löwen	Redaktion	La Cellule.
89) Lüttich	"	Archives de Biologie.
	Holland.	
90) Amsterdam	K. Akademie van Wetenschapen, Wis- en natuurkundige Afdeel.	Verhandelingen.
91) "	" "	Verslagen.
92) "	" "	Jaarboek.
93) 's Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
94) Haarlem	Musée Teyler	Archives.
95) Leiden	Nederlandsche Dierkundige Vereeniging	Tijdschrift.
96) "	" "	Aanwinsten v. de Bibliothek.
97) "	Redaktion	Botanisches Centralblatt.
	Großbritannien.	
98) Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
99) "	" "	Proceedings.
100) Dublin	R. Dublin Society	Economic Proceedings.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
101)	Dublin	R. Dublin Society	Scientific Proceedings.
102)	„	„ „	Scientific Transactions.
103)	Edinburgh	Royal Society	Transactions.
104)	„	„ „	Proceedings.
105)	„	R. Physical Society	Proceedings.
106)	London	Linnean Society	Transactions.
107)	„	„ „	Journal.
108)	„	„ „	Proceedings.
109)	„	„ „	The Darwin-Wallace Celebration. London 1909.
110)	„	R. Microscopical Society	Journal.
111)	„	Royal Society	Philosoph. Transactions.
112)	„	„ „	Proceedings.
113)	„	„ „	Year Book.
114)	„	„ „	Reports to the Malaria Committ.
115)	„	„ „	Reports to the Evolution Committee.
116)	„	„ „	Reports of the Committee for the investigation of mediterranean fever.
117)	„	„ „	Beattie, Report of a magnetic survey of South Africa. London 1909.
118)	„	Zoölogical Society	Transactions.
119)	„	„ „	Proceedings.
120)	„	„ „	List of Fellows.
121)	„	Redaktion	Annals and Magazine of Natural History.
122)	Oxford	„	Quarterly Journal of Microscopical Science.

Dänemark.

123)	Kopenhagen	K. Danske Videnskab. Selskab	Skrifter.
124)	„	„ „ „	Oversigt.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
		Norwegen.	
125)	Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
126)	„	„ „ „	Norsk Magazin.
		Schweden.	
127)	Stockholm	Redaktion	Nordiskt Medicinskt Arkiv.
128)	„	Svenska Läkare-Sällskap	Hygiea.
129)	„	„ „ „	Förhandlingar.
130)	„	K. Svenska Vetenskaps-Akademie	Handlingar.
131)	„	„ „	Bihang.
132)	„	„ „	Öfversigt.
133)	„	„ „	Lefnadsteckningar.
134)	„	„ „	Arkiv för Botanik.
135)	„	„ „	„ „ Kemi.
136)	„	„ „	„ „ Mathematik.
137)	„	„ „	„ „ Zoologi.
138)	„	Nobelinstitut	Meddelanden.
139)	Upsala	Kongl. Vetenskapssocietet	Nova Acta.
140)	„	Universität	Bulletin of the Geolog. Instit.
141)	„	„	Läkare-Förenings Förhandlingar.
		Rußland.	
142)	Helsingfors	Finska Vetenskaps-Societet	Acta.
143)	„	„ „ „	Ofversigt.
144)	„	„ „ „	Bidrag till Kännedom of Finnlands Natur och Folk.
145)	„	„ „ „	Observations météorolog.
146)	„	„ „ „	Meteorologisches Jahrbuch für Finnland.
147)	Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Bulletin.
148)	„	„ „ „ „	Nouveaux Mémoires.
149)	St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
150)	„	„ „	Bulletin.
151)	„	„ „	Bibliothèque géolog. de la Russie.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
152)	St. Petersburg	Akademie der Wissenschaften	Bulletin.
153)	"	" " "	Catalogue des livres publiés.
154)	"	Institut Impér. de Médecine expérimentale	Archives des Sciences biologiques

Afrika.

155)	Kapstadt	Department of Agriculture	Annual Report of the Geological Commission.

Nordamerika.

I. Canada.

156)	Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings and Transactions.
157)	Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.

II. Vereinigte Staaten.

158)	Baltimore	Johns Hopkins University	Circulars.
159)	"	" " " Biological Laboratory	Memoirs.
160)	"	Redaktion	Journal of experimental Zoölogy.
161)	Boston	Society of Natural History	Memoirs.
162)	"	" " " "	Proceedings.
163)	"	" " " "	Occasional Papers.
164)	Brooklyn	Museum of the Brooklyn Institute of Arts and Sciences	Memoirs of natural Sciences.
165)	Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
166)	"	" " " "	Annual Report.
167)	"	" " " "	Bulletins.
168)	"	Redaktion	The American Naturalist.
169)	Chicago	Academy of Sciences	Bulletin.
170)	"	" " "	Bulletin of the Geol. and. Nat. Hist. Survey.
171)	Cincinnati	Lloyd Library	Bulletin of the Lloyd Library of botany, pharmacy and materia medica.

	Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
172)	Granville (Ohio)	Scientific Laboratories of Denison University	Bulletin.
173)	St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
174)	„	Academy of Science	Transactions.
175)	New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
176)	„	Redaktion	The Americ. Journal of Science.
177)	Philadelphia	Redaktion	Journal of Comparative Medicine.
178)	„	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
179)	Tufts College (Mass.)		Studies.
180)	Washington	U. S. National Museum	Bulletins.
181)	„	„ „ „	Special Bulletins.
182)	„	„ „ „	Proceedings.
183)	„	Smithsonian Institution	Report.
184)	„	U. S. Geological Survey	Bulletins.
185)	„	„ „ „	Annual Reports.
186)	„	„ „ „	Monographs.
187)	„	„ „ „	Mineral Resources.
188)	„	„ „ „	ProfessionalPaper
189)	„	Carnegie Institution	Publications.

Südamerika.

I. Chile.

190)	Santiago	Société scientifique du Chili	Actes.

II. Argentinien.

191)	Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Boletin.

III. Brasilien.

192)	S. Paulo	Museu Paulista	Revista.
193)	„	„ „	Catalogos da Fauna Brazileira
194)	„	„ „	Notas preliminares
195)	Rio de Janeiro	Museu Nacional	Archivos.

Australien.

196)	Melbourne	Royal Society of Victoria	Proceedings.
197)	„	„ „ „ „	Transactions.
198)	Sydney	The Australian Museum	Records.

199)	Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Proceedings.
200)	„	„ „ „ „ „ „	Abstracts of Proceedings.
201)	„	Linnean Soc. „ „ „ „	Proceedings.
202)	„	Australasian Association	Report.

Japan.

203)	Tokio	College of Science, Imperial University	Journal.
204)	„	Medizinische Fakultät der K. Universität	Mitteilungen.
205)	„	Tōkyō Imperial University	Calendar.

Von den Schriften der Gesellschaft erschienen im Jahre 1909:

1) Jenaische Zeitschrift, Bd. XLIV (N. F. Bd. XXXVII) Heft 2—4 und Bd. XLV (N. F. Bd. XXXVIII) Heft 1—2.

2) Denkschriften: Schultze, Forschungsreise, Bd. II, Lieferung 1—2 und Bd. III, Lieferung 1—2 (Denkschriften, Bd. XIV, Lieferung 1—2 und Bd. XV, Lieferung 1—2).

III. Kassenbericht,

erstattet vom II. Vorsitzenden L. Wolff.

Die Einnahmen betrugen:

Mitgliederbeiträge und Eintrittsgelder	601	M.	—	Pfg.
Abonnenten der Jenaischen Zeitschrift	48	„	—	„
Jährlicher Beitrag der G. H. Regierungen	1800	„	—	„
	2449	M.	—	Pfg.

Die Ausgaben betrugen:

Verwaltungskosten	189	M.	89	Pfg.
Druckkosten und Versand der Jenaischen Zeitschrift und der Denkschriften	4136	„	55	„
	4326	M.	44	Pfg.

Der Vermögensbestand betrug:

Bar in der Kasse	99	M.	34	Pfg.
Auf der Sparkasse	1592	„	29	„
Zinsen 1909	103	„	28	„
	1794	M.	91	Pfg.

Die Abrechnung wurde am 16. Dezember 1909 von Herrn Thomae geprüft und richtig befunden.

IV. Vorstand, Tauschkommission, Mitglieder.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten im Jahre 1909:
H. E. Ziegler, I. Vorsitzender,
Ludwig Wolff, II. Vorsitzender und Kassenwart,
Friedrich Maurer, Herausgeber der Zeitschrift,
Karl Brandis, Bibliothekar.

Die Tauschkommission bestand aus dem Vorstand und den Herren Gustav Fischer sen., Ernst Stahl, Adolf Winkelmann.

Die Wahl des I. Vorsitzenden für 1910 fiel in der Schlußsitzung am 17. Dezember auf

Herrn Friedrich Schulz.

Die andern Mitglieder des Vorstandes sowie der Tauschkommission wurden durch Zuruf wiedergewählt.

Die Gesellschaft verlor im Laufe des Jahres 1909 durch den Tod: Chr. Gänge, Wilh. Müller, P. Riedel und Paul Fraisse; ferner durch Wegzug: J. Grober, H. Jacobsthal, R. Rau, P. Krause, M. Engelhardt, K. Walther, H. E. Ziegler.

Neu aufgenommen wurden die Herren:

Privatdozent Dr. Rauther, Dr. Rössler.

Im Jahre 1909 setzte sich die Gesellschaft zusammen aus 3 Ehrenmitgliedern und 98 ordentlichen Mitgliedern.

Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren:

	Jahr der Ernennung
Karl Schimper († 1867)	1855
Dietrich Georg Kieser († 1862)	1857
Radlkofer †	1858
Louis Soret († 1890)	1864
Albert von Bezold († 1868)	1866
Thomas Huxley († 1895)	1867
Carl Gegenbaur († 1903)	1873
Matthias Jacob Schleiden († 1881)	1878
Oskar Schmidt († 1886)	1878
Charles Darwin († 1882)	1878
Franz von Ried († 1895)	1892
Ottomar Domrich († 1907)	1892

I. Ehrenmitglieder.

	Jahr der Ernennung
1) Prof. Dr. Ernst Haeckel, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena	1894
2) Prof. Dr. Bernhard Sigismund Schultze, Wirkl. Geheimrat, Exz., Jena	1897
3) Dr. Gustav Fischer sen., Geh. Kommerzienrat, Jena	1902

II. Ordentliche Mitglieder.

			Jahr der Aufnahme
1)	Prof. Dr. Hermann Ambronn	Jena	1899
2)	Prof. Dr. Günther Anton	„	1902
3)	Prof. Dr. Felix Auerbach	„	1889
4)	Dr. Karl Baedeker, Privatdozent	„	1907
5)	Prof. Dr. Karl von Bardeleben, Hofrat	„	1873
6)	Prof. Dr. Hans Berger	„	1898
7)	Prof. Dr. Wilhelm Biedermann, Geh. Hofrat	„	1888
8)	Dr. med. G. Binder, prakt. Arzt	„	1900
9)	Prof. Dr. Otto Binswanger, Geh. Med.-Rat	„	1882
10)	Dr. med. Fritz Bockelmann, Geh. Sanitätsrat	Rudolstadt	1875
11)	Dr. K. Brandis, Bibliotheksdirektor	Jena	1904
12)	K. Brauckmann, Institutsdirektor	„	1900
13)	Dr. Danckwortt, Assistent	„	1909
14)	Prof. Dr. Berthold Delbrück	„	1885
15)	Prof. Dr. Wilhelm Detmer, Hofrat	„	1875
16)	Prof. Dr. Hugo Dinger	„	1905
17)	Prof. Dr. Wilhelm Edler, Geh. Hofrat	„	1901
18)	Dr. Heinrich Eggeling, Wirkl. Geheimrat, Exz., Universitäts-Kurator	„	1887
19)	Prof. Dr. Heinrich Eggeling, Prosektor	„	1902
20)	Dr. med. Gustav Eichhorn, prakt. Arzt	„	1891
21)	Prof. Dr. Hermann Engelhardt, Med.-Rat	„	1888
22)	Dr. M. Engelhardt, prakt. Arzt	„	1905
23)	Dr. phil. Otto Eppenstein	„	1906
24)	Dr. phil. J. Fecht, Privatdozent	„	1908
25)	Dr. Gustav Fischer jun.	„	1907
26)	Prof. Dr. Paul Fraisse	„	1899
27)	Prof. Dr. Karl Franz	„	1904
28)	Prof. Dr. Gottlob Frege, Hofrat	„	1874
29)	Dr. Ernst Frey, Privatdozent	„	1906
30)	Dr. Christian Gänge, Privatdozent	„	1875
31)	Prof. Dr. August Gärtner, Geh. Hofrat	„	1886
32)	Dr. phil. Gaidukow	„	1908
33)	Prof. Dr. Ernst Giese	„	1893
34)	Prof. Dr. Georg Götz, Geh. Hofrat	„	1889
35)	Dr. med. Karl Graf, prakt. Arzt	„	1898
36)	Prof. Dr. Ernst Hertel	„	1898
37)	Dr. phil. Herschkowitsch	„	1901
38)	Dr. Gustav Hesse, Privatdozent	„	1907
39)	Dr. phil. Otto Hildebrandt	„	1906
40)	Prof. Dr. Heinrich Immendorff	„	1901
41)	Prof. Dr. Heinrich Kionka	„	1901
42)	Prof. Dr. Otto Knopf	„	1889
43)	Prof. Dr. Ludwig Knorr, Geh. Hofrat	„	1889
44)	Rudolf Koch, Bankier, Kommerzienrat	„	1893

		Jahr der Aufnahme
45) Dr. phil. Köhler	Jena	1900
46) Prof. Dr. Karl Kolesch	"	1891
47) Prof. Dr. Paul Krause	"	1907
48) Dr. phil. Hans Lehmann	"	1907
49) Prof. Dr. Albert Leitzmann	"	1901
50) Prof. Dr. Gottlob Linck, Geh. Hofrat	"	1894
51) Prof. Dr. Felix Lommel	"	1902
52) Prof. Dr. Wilhelm Lubosch	"	1902
53) Dr. phil. Marburg	"	1902
54) Dr. phil. Robert Marc, Privatdozent	"	1906
55) Prof. Dr. Hermann Matthes	"	1900
56) Prof. Dr. Friedrich Maurer, Geh. Hofrat	"	1901
57) Dr. med. et jur. Theodor Meyer, Privatdozent	"	1907
58) Prof. Dr. Wilhelm Müller, Geh. Rat	"	1865
59) Prof. Dr. Johannes Niedner	"	1905
60) Prof. Dr. Alfred Noll	"	1901
61) Dr. phil. Max Pauly, Fabrikdirektor a. D.	"	1897
62) Prof. Ernst Pfeiffer, Oberrealschuldirektor	"	1887
63) Prof. Dr. Emil Philippi	"	1906
64) Oberlehrer Ernst Piltz	"	1893
65) Dr. phil. Karl Pulfrich	"	1891
66) Prof. Dr. Paul Rabe	"	1899
67) Prof. Dr. Raehlmann, Kais. Russ. Staatsrat	Weimar	1905
68) Dr. M. Rauther, Privatdozent	Jena	1909
69) Prof. Dr. Bernhard Riedel, Geh. Med.-Rat	"	1889
70) Dr. phil. Paul Riedel	"	1893
71) Dr. Rössler, prakt. Arzt	"	1909
72) Prof. Dr. Eduard Rosenthal	"	1897
73) Dr. med. Schäfer, Direktor der Psych. Klinik	Roda	1904
74) Dr. Wilhelm Schneider, Assistent	Jena	1909
75) Dr. phil. Otto Schott, Fabrikleiter	"	1882
76) Dr. phil. Richard Schröder	"	1904
77) Paul Schultze, Rat	"	1879
78) Prof. Dr. Leonhard Schultze	"	1899
79) Prof. Dr. Friedrich Schulz	"	1898
80) Prof. Dr. Moritz Seidel, Geh. Med.-Rat	"	1864
81) Dr. med. Lucas Siebert, Med.-Rat	"	1881
82) Dr. phil. Siedentopf	"	1900
83) Dr. med. Franz Spiller, Stabsarzt	"	1905
84) Prof. Dr. Ernst Stahl	"	1881
85) Prof. Dr. Roderich Stintzing, Geh. Med.-Rat	"	1890
86) Prof. Dr. Rudolf Straubel	"	1894
87) Dr. med. Wilhelm Strohmayer, Privatdozent	"	1902
88) Prof. Dr. Johannes Thomae, Geh. Hofrat	"	1879
89) August Vogt, Landkammerrat	"	1897
90) Prof. Dr. Eduard Vongerichten	"	1902
91) Prof. Dr. August Wagenmann, Geh. Med.-Rat	"	1892

		Jahr der Aufnahme
92) Dr. phil. Ernst Wandersleb	Jena	1906
93) Dr. med. Warda, Nervenarzt	Blankenburg	1904
94) Dr. med. Weinert, prakt. Arzt	Jena	1897
95) Prof. Dr. Adolf Winkelmann, Geh. Hofrat	„	1886
96) Dr. phil. Wilhelm Winkler, Privatgelehrter	„	1887
97) Prof. Dr. Ludwig Wolff	„	1892
98) Prof. Dr. Heinrich Ernst Ziegler	„	1898

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3714.

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT

HERAUSGEGEBEN VON DER

MEDIZINISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN GESELLSCHAFT ZU JENA

SECHSUNDVIERZIGSTER BAND

NEUE FOLGE, NEUNUNDDREISSIGSTER BAND

VIERTES UND FÜNFTES HEFT

MIT 12 TAFELN UND 57 FIGUREN IM TEXT

Inhalt:

PREIS: 27 MARK.





JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1910

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 29. November 1910.

Beiträge zur Kenntnis der Muskulatur des Schultergürtels und der Vorderextremität bei Zahn- und Bartenwalen.

Von

Dr. Stefan Sterling (Warschau).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Hierzu Tafel 24 und 4 Figuren im Text.

Als klassisches Beispiel einer Konvergenzerscheinung kann die Umbildung der Vorderextremität zur Flosse bei fossilen Plesio- und Ichthyosauriern und bei lebenden Barten- und Zahnwalen angeführt werden. Bei diesen verschiedenen Tiergruppen, deren Vorfahren auf dem Lande lebten, haben, wie Kükenthal gezeigt hat (1901), dieselben Gesetze der Anpassung an das Wasserleben ungefähr zu demselben Typus der Flosse geführt. Der Grad der Umbildung ist, natürlich, abhängig von der Dauer der Anpassung: je länger eine Tiergruppe sich an das neue Milieu anpassen mußte, desto größere Veränderungen wird man an der Extremität beobachten können. So ist auch bei Plesiosauriern, die im Lias aufgefunden sind, die Veränderung der Flosse geringer, als bei den Ichthyosauriern, die wir als typische Wasserbewohner durch mehrere Epochen der Erdgeschichte (Trias, Jura bis Kreide) verfolgen können und deren Vorderextremität deshalb auch eine viel größere Umbildung erlitten hat. Dieselbe Erscheinung würde mehr für die jetzt lebenden sogenannten „Cetomorphen" gelten, nur muß man hier noch die Verschiedenheit der Lebensweise in Abrechnung bringen.

Bei den Sirenen, die noch heute von manchen Zoologen fälschlich mit den Walen zusammengestellt und zu den „Cetomorphen" gerechnet werden, steht der Bau der Scapula viel näher dem der Pinnipedier, als dem der eigentlichen fleischfressenden Cetaceen (was nichts anderes als eine Konvergenzerscheinung ist), und zwar

hat die Scapula der Sirenen eine ebenso stark entwickelte Spina, wie z. B. Trichechus und Phoca, es ragt sogar das Acromion stärker hervor, als bei genannten Pinnipediern, welche — wie bekannt — eine ganz typische Carnivorenscapula besitzen. Auch die Muskulatur des Ober- und Unterarmes ist im allgemeinen beibehalten; sogar an der Hand finden wir — abgesehen von solchen Muskeln, wie Mm. extensor et flexor pollicis, Mm. flexor et abductor digiti quinti — die Interossei, was uns zur Genüge beweisen soll, daß die Anpassung nicht weit gegangen ist, daß alle Merkmale der ursprünglichen Säugerextremität noch beibehalten bleiben und daß schließlich nur das Aeußere der Extremität an die „Flosse" denken läßt, während der innere Bau gar nicht dem äußeren Aussehen entspricht. Auch die Stellung der Knochen und die Gelenkartikulation ist eine ganz andere als bei Cetaceen und erinnert deutlich an die Verhältnisse bei den Pinnipediern.

Diese relativ geringe Umbildung bei Sirenen erklärt sich durch die Lebensweise der Tiere, die teils das Litoral des Meeres, teils Flußufer bewohnen und sich von verschiedenen Wasserpflanzen nähren, weshalb sie nur sehr geringe Bewegungen auszuführen brauchen.

Ganz anders verhält es sich aber bei den sich von Tieren ernährenden Cetaceen, die das offene Meer bewohnen und bei dem ständigen Aufenthalt im Wasser auch schnelle Bewegungen ausüben müssen. Die Funktion der Fortbewegung hat hauptsächlich der zu einer Schwanzflosse verbreiterte Schwanz übernommen. Die Vorderextremitäten haben dagegen ihre Beschaffenheit als Bewegungsorgane verloren und dienen nicht mehr als solche, sondern vielmehr als eigentliche Steuer. Dazu mußte aber die ganze Extremität tiefgreifenden Veränderungen unterliegen, was tatsächlich auch der Fall ist. Auf Veranlassung von Herrn Prof. Kükenthal habe ich eine Untersuchung an Bau und Funktion einiger Walflossen vorgenommen, wozu mir Material aus dem Breslauer Zoologischen Institut und der Privatsammlung von Herrn Prof. Kükenthal zur Verfügung gestellt wurde.

Bei den Cetaceen ist die Scapula eine dreiseitige mehr breite als hohe Platte mit konvexen oberen und geraden oder schwach konkaven Seitenrändern geworden — was aber am meisten in die Augen springt, ist das Fehlen der eigentlichen Spina, welches Merkmal die Cetaceen vor den anderen Säugetieren auszeichnet. Wo der Grat als eine sehr unbedeutende Knochenleiste beibehalten ist, kann man noch von einer Fossa supraspinata sprechen, sonst

stellt alles eine große Fläche dar, die auf der Außenseite mit einem hakenförmigen Acromion, das über dem Vorderrande hervortritt, und mit einem Proc. coracoideus, der an demselben Rande über die Gelenkfläche nach innen sich wendet, versehen ist. Gewöhnlich sind die beiden Fortsätze ziemlich lang (Delphinapterus, Monodon, Globiocephalus u. a.), bei einigen Formen wird aber der Proc. corac. ganz klein (Balaenoptera rostrata) oder kann sogar fast verschwinden (Platanista gangetica); ja, dieser Rückbildungsprozeß soll sogar noch weiter gehen; so sagt ESCHRICHT (5): „Durchaus abweichend zeigt sich . . . das Schulterblatt des Keporkaks dadurch, daß das Acromion und der Proc. coracoideus, welche sonst bei den Cetaceen überhaupt so lang zu sein pflegen, hier ganz fehlen oder nur durch sehr schwache Hervorragungen angedeutet sind.“ — Da die Grate überhaupt nur da gebildet werden, wo sie als Stützgrundlage zum Ansetzen großer, starker Muskeln dienen, so ist leicht einzusehen, daß diese Rückbildung der Spina auch mit weitgehenden Reduktionen der Muskulatur im engsten Zusammenhange bleibt. Das Schultergelenk hat seine Artikulation beibehalten, wenn auch in etwas modifizierter Weise, was durch die Stellung der Flosse und durch das Zusammenschmelzen der beiden Tubercula zu einem großen nach innen gelegenen Höcker verursacht wird. — Ober- und Unterarm sind sehr verkürzt, besonders der Humerus, welcher sogar bis zur Hälfte des Unterarmes verkleinert sein kann. Radius und Ulna sind abgeplattet, verlaufen parallel zueinander und ganz nebeneinander, fast ohne Spatium interosseum, ohne irgendwelche Spuren einer Kreuzung; bei der Ulna sieht ein ziemlich gut entwickeltes Olecranon nach außen medianwärts, da — wie betont wurde — Ober- und Unterarmknochen in einer Achse stehen, wodurch die ganze Extremität noch flossenähnlicher wird. Durch die große Verkürzung des Humerus, die am stärksten bei Delphinen hervortritt (so, daß die Länge des ganzen Oberarms seiner Breite und Dicke ungefähr gleich ist), wie auch durch die Abplattung dieses Knochens, sowie der Knochen des Unterarms sind deren mit Mark erfüllte Höhlen verschwunden, wodurch sie an Festigkeit gewonnen haben. — Wenn man noch zufügt, daß die Gelenke zwischen allen Knochen, die den Ober- und Unterarm bilden und die der Hand (incl. Phalangen) gehören, überhaupt ihre Funktion aufgegeben haben, dann wird es klar, daß die ganze vordere Extremität sich in eine fast starre, in sich selbst unbewegliche dreieckige Platte umgewandelt hat, die durch die einsetzende Hyperphalangie sich immer mehr und mehr

der Fischflosse nähert. Hand in Hand mit dieser Umbildung des Knochensystems der Vorderextremität und dem Ausbleiben besonderer Bewegungsfunktionen mußten auch die den entsprechenden Knochen anliegenden Muskeln obliterieren. Und tatsächlich sind bei den Zahnwalen vom Oberarm bis an die Spitze der Flosse alle Muskeln rückgebildet; dagegen sind die Sehnen in sehr starker Ausbildung, als feste elastische Bänder geblieben, um die vermehrten kleinen Skeletteile an den Fingern zusammenzuhalten, was bei dem starken Wasserdrucke von größter Bedeutung ist. Kurzum, durch alle diese angeführten Veränderungen — die im großen und ganzen als Rückbildungen aufzufassen sind — hat sich die Vorderextremität der Zahnwale in eine dreieckige Flosse umgewandelt, welche nicht der Funktion der Fortbewegung, sondern ausschließlich zum Steuern dient. Dagegen funktioniert als Lokomotionsorgan, wie schon oben angeführt wurde, die große Schwanzflosse, die mit mächtigen Schlägen das Tier vorwärts treibt. Die Vorderextremität, die wir von nun an mit dem Wort „Steuer“ oder „Brustflosse“ bezeichnen wollen, muß also den Druck der beim Schwimmen durchschnittenen Wassermassen ertragen; um also diesen Druck möglichst zu vermindern und die Schnelligkeit zu vergrößern, muß sich dieses Steuer, wenn es nicht gebraucht wird, möglichst nahe dem Körper anlegen. Im Falle aber, wo es sich um die Verlangsamung der Bewegung, Richtungsänderung oder vielleicht auch um momentanes Stehenbleiben handelt, muß sich das Steuer möglichst senkrecht zum ganzen Körper stellen. Selbstverständlich kann der Wal auch durch mehr senkrechte Stellung der rechten oder der linken Brustflosse nach rechts oder nach links steuern und so hat die Vorderextremität die Aufgabe, sowohl als Steuer, wie als Organ zur Erhaltung des Gleichgewichts zu dienen.

Diese Tätigkeit wird durch die verschiedenen Muskeln verursacht, die ich an einem erwachsenen Exemplar von Phocaena comm. und an den Flossen von Delphinus delphis und Delph. tursio genauer verfolgt habe. Diese Muskeln wollen wir hier näher besprechen.

Was den Panniculus carnosus anbetrifft, welcher bei Cetaceen stark ausgebildet ist, so soll hier nur der Teil erwähnt werden, der von der Bauchfläche kommend sich mit einzelnen Bündeln an der Basis des Oberarms befestigt und gemeinsam mit dem Pectoralis zur Adduktion, die im allgemeinen verhältnismäßig gering ist, dient (Fig. 2, 4).

Mit Rückbildungen bei Knochen haben — wie erwähnt — auch die von Muskeln stattgefunden. Es ist — neben einem ganz rudimentären Triceps — nur ein einziges dünnes Muskelbündel geblieben, das mit den obliterierten Fasern des erwähnten Muskels, mit dem Ansatz des Pannic. carn. und mit dem Ansatz des Pectoralis die „Achselhöhle" zum Teil ausfüllt. Dieses Bündel (Fig. 3) entspringt vom Olecranon und inseriert am ulnaren Carpus, so daß es vielleicht als obliterierter Flexor carpi ulnaris[1]) aufzufassen wäre. Wenn er überhaupt eine Funktion hat — was natürlich wegen seiner Kleinheit schwer zu entscheiden ist — besteht diese in einer Medianwärtsrotation der hinteren Wölbung der Flosse (= 5. Finger).

Da wir an der Scapula keine Spina mehr finden, so ist auch der Musc. trapezius verschwunden; bei Manatus (Sirenen) existiert er noch, aber infolge der geringen Länge des Halses ist er verkürzt.

Die uns hier interessierenden Muskeln sind also folgende:

Musculus rhomboideus (Fig. 1). Einheitlich, dünn; kommt von Brustwirbeln und inseriert am vertebralen Rande des Schulterblattes.

Daß er einheitlich ist, geben auch Murie bei Globiocephalus, Lagenorhynchus und Phocaena, Meckel, Flower bei Phocaena usw. an, während Rapp und Stannius unterscheiden zwischen Rhomboid. superior und inflerior. — Wegen seiner geringen Dicke hat er wahrscheinlich keinen großen Einfluß auf die Bewegung. Er zieht die ganze Extremität medianwärts und etwas nach oben.

Musculus levator anguli scapulae (Fig. 1) ist dünn, klein, entspringt vom Proc. transv. des Atlas (Rapp, Murie) und befestigt sich am Angulus medialis (d. h. am oberen Winkel) der Scapula [„diminutive" bei Globiocephalus, „triflingly in other Cete" (Murie)]. — Wie schon der Name sagt, soll er das Schulterblatt — also indirekt die ganze Extremität — heben und dabei auch ein wenig nach vorne ziehen; doch kann seine Wirkung überhaupt nur eine geringe sein.

---

1) Es ist wahrscheinlich der Muskel, den Murie bei Globiocephalus melas als „diminutive triceps" bezeichnet hat mit „two heads of origin", aber „single in Phocaena, Grampus and Lagenorhynchus". Murie gibt nur seinen Ursprung an, sagt aber nichts über die Insertion und aus der Zeichnung (Pl. 37, Fig. 70) ersieht man deutlich, daß der Muskel am 5. Finger inseriert, was bei Triceps noch niemals beobachtet wurde.

M. serratus anterior (Fig. 1) entspringt von den oberen Rippen und inseriert am Knorpel des Ang. inferior scap. Zieht die Scapula nach hinten und dreht den vorderen (Radius-)Teil ein wenig nach außen und oben.

M. latissimus dorsi (Fig. 1, 2) kommt, als sehr langer,

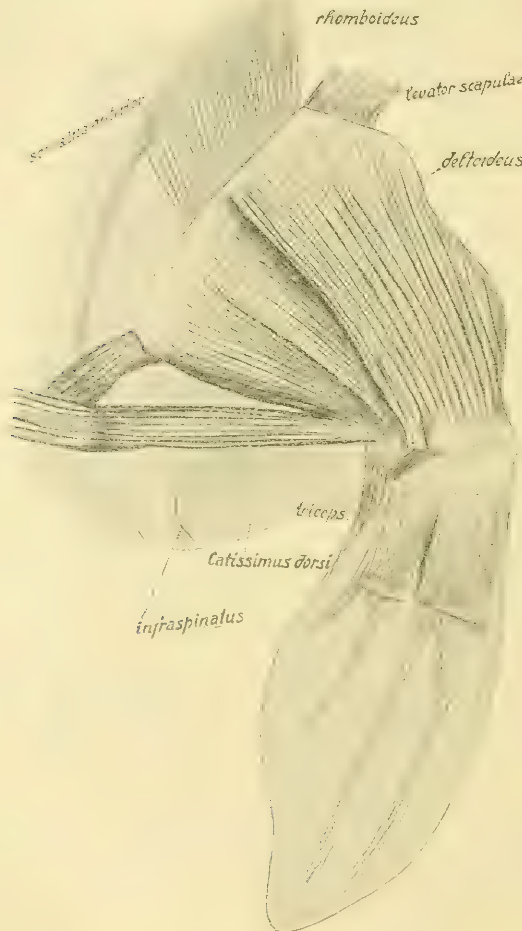


Fig. 1. Phocaena communis. Rechte Extremität von außen gesehen.

schmaler Muskel mit drei Zacken von der 4.—6. Rippe und befestigt sie am hinteren Rande des Oberarms. Er zieht die ganze Flosse nach rückwärts und medianwärts und ist physiologisch besonders wichtig, wenn er mit dem

M. pectoralis (Fig. 2, 4) zusammenwirkt. Der Name „pectoralis" ist hier nur ein Sammelbegriff, da wir diesen Muskel in einige eigentliche Portionen teilen könnten, nämlich:

1) in den M. costohumeralis (Ursprung: Sternalteil der ersten Rippe — Ansatz: Tuberculum des Humerus),

2) in den M. pectoralis minor, d. h. eine tiefe, vom vorderen Sternumteile entspringende Portion vom eigentlichen

3) M. pectoralis maior, der, von der äußeren Fläche des Brustbeins kommend, am hinteren Rande mit dem Panniculus carnos. in Verbindung tritt und am distalen Ende des Humerus (vielleicht teilweise sogar am proximalen Ulnateile) inseriert.



Fig. 2. Phocaena communis. Rechte Flosse von unten gesehen.

Aber alle diese Teile sind so zu einem Muskel zusammengeschmolzen, daß eine Trennung unnötig ist, da sie auch physiologisch gemeinsam wirken. — Hauptsächlich dem dritten Teile, welcher einen starken, gut entwickelten Muskel darstellt, muß man — besonders, wenn er gemeinsam mit dem Latiss. dorsi wirkt — eine Rückwärts- und Medianwärtsziehung zuschreiben. Natürlich, kommt dabei auch Adduktion in Betracht, bei der auch die beiden anderen Portionen des Pectoralis sich beteiligen; da sie aber schwache dünne Gebilde darstellen, so scheint auch diese Adduktionsbewegung ziemlich gering zu sein.

Wenn wir noch einen ganz dünnen, gewöhnlich vom Hinterhaupt entspringenden, an der vorderen Fläche des Tuberculum hum. inserierenden Muskel [M. cephalo-humeralis (Rapp), M. occipito-(mastoideo-)humeralis (Huxley), „combined occipital-trapezius, cleido-mastoid and clavicular deltoid, fused in a humero-mastoid" (Macalister) etc.] erwähnen, der die Flosse nach vorne an den Kopf zieht, so haben wir alle Muskeln, welche die vordere Extremität mit dem zu ihr gehörenden Schulterblatt in Bewegung bringen können, aufgezählt.

Wenn wir die Funktionen aller dieser Muskeln noch einmal ganz kurz übersehen wollen, so können wir sie in zwei Gruppen teilen, von denen die eine (Panicul. carn., Latiss. dorsi, Pectoralisgruppe) zur Adduktion und zum Einwärtsrotieren dient, während die zweite (alle anderen oben angeführten Muskeln) zur Abduktion und zum Auswärtsrotieren dient und dabei den Muskeln des Schulterblattes behilflich ist, die dieselbe Funktion ausüben.

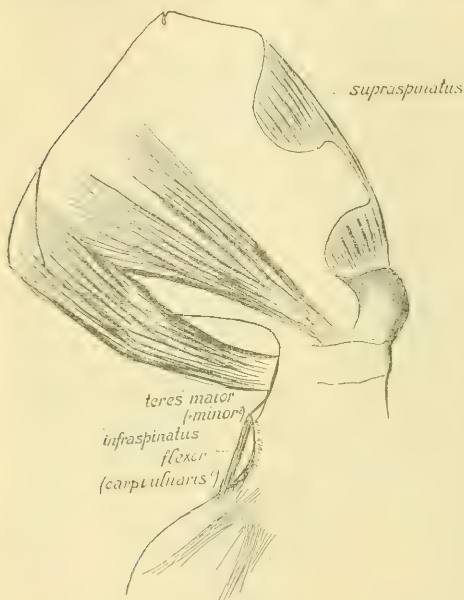


Fig. 3. Phocaena communis. Rechtes Schulterblatt von außen gesehen.

An der Scapula selbst kommen folgende Abduktoren in Betracht:

ein sehr stark entwickelter, die ganze vordere äußere Fläche der Scapula bedeckender und von ihr entspringender

Musc. deltoideus (Fig. 1). Er inseriert mit starker Sehne an der vorderen äußeren Fläche des Oberarms und dreht deswegen die Flosse bis zur Querstellung, so daß der Radiusteil ganz senkrecht zur Oberfläche des Körpers, aber parallel zur Wasserfläche sich befinden kann. — Diese Funktion kommt ihm gemeinsam mit dem

Musc. supraspinatus (Fig. 3, 4) (füllt die Fossa supraspinata — Ansatz am unteren und äußeren Ende des Humeruskopfes), und mit dem kleinen

M. coraco-brachialis (Fig. 4) (Ursprung: Proc. corac. — Ansatz: Tuberculum humeri) zu. — Auch der

Musc. infraspinatus (Fig. 3) (vom unteren Teile der bei Cetaceen sehr großen Fossa infraspinata zur oberen und lateralen Fläche des Tuberc. hum.) rollt die Flosse auswärts und etwas nach oben. — Sogar der vordere Teil des großen

M. subscapularis (Fig. 4) (füllt die innere Fläche der Scapula und inseriert am Tuberc. hum.) kann ein wenig die

Flosse nach außen drehen, während der größere hintere Teil — und wahrscheinlich auch der ganze Muskel — medianwärts die Flosse anziehen kann. Schließlich zieht der

M. teres maior (minor?) [Fig. 3] (Ursprung: vom Labr. cartil. der Scap. und von der unteren Fläche der Scap. — Ansatz: gemeinsam mit Latiss. dorsi am hinteren Rande des Humerus) die Flosse nach rückwärts und rollt sie medianwärts nach innen.

Aus alledem sehen wir, daß die ganze Muskulatur des Schulterblattes hauptsächlich zum Zwecke der Abduktion, eventuell des Auswärtsrotierens dienen soll, und zwar werden ihr auch die Muskeln der zweiten, oben angeführten Gruppe (Mm. rhomboideus,

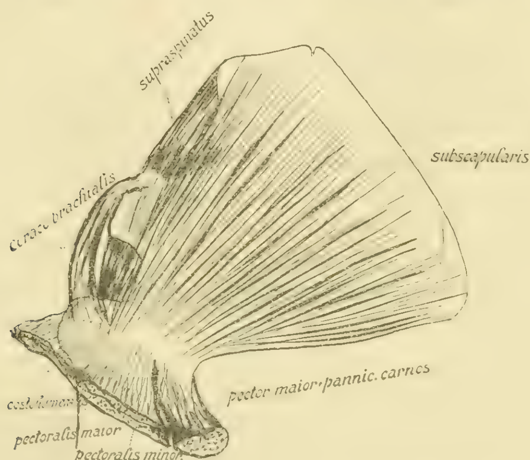


Fig. 4. Phocaena communis. Rechtes Schulterblatt von innen gesehen.

levat. ang. scap., serratus anterior, cephalo-humeralis) gute Hilfe leisten. Auf dieser Art der Bewegung basiert hauptsächlich die Funktion der Flosse; um bessere Exkursionen zu erlangen, hat sich das Tuberculum humeri mehr nach außen (lateralwärts), nach vorne und unten verschoben; von diesem Standpunkte aus wird es auch begreiflich, warum sich die Lage, wie wir sie bei den Embryonen sehen, nachher — beim selbständigen Leben der erwachsenen Tiere — ändern mußte. Bei den Embryonen liegt die Flosse vertikal, d. h. dem Körper anliegend, so daß der Radius nach unten sieht (Tuberc. hum. mehr nach innen, medianwärts und nach oben); das ist wahrscheinlich für den im mütterlichen Leibe sich befindenden Embryo die bequemste Lage. Künstliche Versuche, die ich an einem Embryo anstellte, haben nachgewiesen,

daß die Muskelwirkung — wegen der ursprünglichen Stellung des Tuberc. humeri — nur eine geringe Exkursion nach vorne bedingen könnte (wie uns die Tafelfig. I a zeigt). Also die Lage in dieser vertikalen Ebene könnte für das Tier kaum von großem Nutzen sein, da es weder für die Gleichgewichtserhaltung noch zum Steuern nach links oder rechts von Wichtigkeit wäre. Dagegen ist die Stellung, welche die Flosse bei erwachsenen Tieren einnimmt (Tafelfig. I b), nämlich, daß sie sich mit ihrer Fläche gewissermaßen senkrecht zur Oberfläche des übrigen Körpers stellt, d. h. der Radius sich nach außen, horizontal, parallel der Körperoberfläche befindet, für die Tiere sehr nützlich: die Flosse kann sich um ca. 90° nach vorne drehen, so daß sich der Radius in der immer senkrecht zur Oberfläche des Körpers stehenden Flosse auch senkrecht zu dieser Oberfläche einstellt (Tafelfig. I c). — Und gerade diese senkrechte, quere Stellung kommt beim rapiden Stehenbleiben oder bei Verlangsamung der Geschwindigkeit beiderseits, beim Steuern nach links oder rechts wahrscheinlich nur einerseits zustande. — Die vollständige Adduktion ist kaum jemals nötig, da die Flossen immer auch zur Gleichgewichtserhaltung dienen; deswegen ist auch die Adduktionsmuskulatur weniger entwickelt und ist vielmehr zur regulatorischen Einrichtung der eigentlichen Abduktion, eventuell des Auswärts- und Vorwärtsrotierens bestimmt.

So verhält es sich bei den Zahnwalen. Ganz andere Verhältnisse findet man bei den Bartenwalen. Natürlich konnte ich meine Untersuchungen nicht an erwachsenen Tieren anstellen, sondern an Embryonen und an Skeletten erwachsener Exemplare, dabei benutzte ich auch die wenigen Angaben, die ich in der Literatur vorfand. Schon bei der Untersuchung der Vorderextremität der Zahnwale muß man zu dem Resultate gelangen, daß auch die Funktion der Extremität eine andere ist, als die der Flosse bei den Mysticeten. Bei Betrachtung des Skelettsystems bei Balaenoptera physalus L. (dessen embryonale Vorderextremität auf dem Röntgenogramm, Tafelfig. II, dargestellt ist) kann man beobachten, daß der Humerus auch bei erwachsenen Exemplaren, obwohl sehr verkürzt, fast des wichtigsten Teiles, nämlich des Tuberculum humeri entbehrt, welches in der Physiologie der Flosse eine so ungemein wichtige Rolle als Ansatzstelle vieler starker Muskeln spielt. Selbstverständlich muß das einen gewissen Einfluß auf die Funktionsänderung der Flosse haben, wie es sich aus folgendem ergeben wird. Die Knochen des Vorderarmes, wenn auch abgeplattet,

haben doch nicht eine solche Verkürzung erfahren, als die der Zahnwale, das Spatium interosseum ist bedeutend größer als in der Extremität der letzteren, was aber das Wichtigste ist: es sind noch die Ellenbogen- und Carpalgelenke, ja sogar teilweise das Metacarpalgelenk erhalten geblieben. Auf diese Weise hat die Extremität der Mysticeten verhältnismäßig mehr Säugetiermerkmale beibehalten; jedenfalls ist der Rückbildungsprozeß noch nicht so weit fortgeschritten, als bei den Zahnwalen. Das wird auch größtenteils schon durch die Lage der Flosse bewirkt, welche nicht in einer zur Körperoberfläche senkrechten Ebene, sondern unter einem spitzen Winkel liegt (d. h. also der Radiusteil senkt sich unter einem gewissen spitzen Winkel zur Wasseroberfläche) und deswegen nicht rückwärts gewendet ist. Die Flosse ist daher nicht sichelförmig gekrümmt, sondern gerade gerichtet, was von der größten Bedeutung für die Ausbildung der Vorderextremität ist. Bei den Baläniden, die eine etwas abgerundete Flosse besitzen, haben sich noch 5 Finger erhalten; bei den Balänopteriden dagegen, die eine gerade Flosse besitzen, ist der erste Finger geschwunden, wie es schon am Carpus eines größeren Embryo (siehe das Röntgenbild Tafelfig. II) zu beobachten ist; in den früheren Entwickelungsstadien läßt sich jedoch der Finger noch nachweisen.

Die veränderte Stellung der Extremität muß gleichfalls einen Einfluß auf die Hyperphalangie haben; sie ist nicht so bedeutend, wie bei den Zahnwalen, deren nach hinten gewendete Flosse eine größere Anzahl von Knochenelementen zur Folge hatte. Deswegen ist auch die Zahl der Karpalknochen bei Mysticeten normal, d. h. ebenso groß wie bei den anderen Säugern, während die Zahnwale bis zu 12 Carpalknochen besitzen (3 in der Proximalreihe + 5 in der Distalreihe + Pisiforme + Praepollex + Centrale, letzteres häufig doppelt). Kurzum, das Skelett der Flosse sowie ihre Stellung zum Körper unterscheidet sich bei den Bartenwalen ganz bedeutend von der Flosse der Zahnwale, besonders in bezug auf den verhältnismäßig geringen Grad der Rückbildung. Dasselbe läßt sich über die Muskulatur sagen. So sehen wir bei einem erwachsenen Tiere [Balaenoptera rostrata — nach CARTE-MACALISTER (2)] auf der dorsalen Seite der Extremität einen schwach entwickelten Extensor digitorum communis (Anfang: Spatium interosseum und Capitulum radii — Ansatz: mit 4 Sehnen an die Endphalangen jedes Fingers „sending a slight expansion into the sides of each of the proximal phalanges“). Bedeutend mehr Muskeln sind auf der ventralen Seite der Flosse erhalten geblieben, nämlich:

Flexor carpi radialis (Ursprung: auf der oberen Vorderfläche des Radius — Ansatz: an das Os metacarpale des ersten Fingers);

Flexor digitorum communis, liegt mehr einwärts als der vorige, entspringt vom Olecranon und Humerus, zieht mit 4 Sehnen zu der Endphalange jedes Fingers und sendet auf dem Wege „a slip to each of the intermediate phalanges“;

M. palmaris longus — sehr klein und schwer zu sehen (Ursprung – Olecranon, Ansatz: der 4. Metacarpalknochen) — schließlich

Flexor carpi ulnaris (Ursprung: innere Fläche des Olecranon — Ansatz: die innere Fläche des 4. Metacarpalknochens).

Auf dem Schulterblatt selbst können wir dieselben Muskeln, wie bei den Odontoceten unterscheiden; Mm. supraspinatus, infraspinatus, subscapularis und coracobrachialis inserieren ebenfalls am Tuberculum humeri. Aber das letztere, das gewöhnlich schwach entwickelt ist, wie es schon oben erwähnt wurde, liegt nach außen, d. h. gerade umgekehrt, wie bei den Odontoceten, bei denen es nach innen gewendet ist (also anders, als es gewöhnlich bei Säugern der Fall ist). Wenn auch die anderen Muskeln in derselben Weise wie bei den Zahnwalen funktionieren, so können wir unter Berücksichtigung jener Lage des Tuberculum, die eine andere Funktion der an dem letzteren befestigten Muskeln, besonders des M. deltoideus bewirkt, schließen, daß die Flosse der Bartenwale hauptsächlich als Gleichgewichtsorgan dient. Wir haben es hier nicht mehr mit einer so vollkommenen dreiseitigen Platte, wie bei den Odontoceten zu tun; eine derartige Flosse könnte infolge der Anwesenheit von Gelenken keine Rotationsbewegungen ausführen; sie kann nur durch die andere Lage der ganzen Extremität, sowie des Tuberc. humeri (eventuell durch eine andere Funktion der an letzterem angehefteten Muskeln) sich heben oder senken. Je nach der Annäherung oder Entfernung der Flosse vom Körper vergrößert oder vermindert sich der Winkel zwischen ihr und der Körperoberfläche. Für größere, stärkere Bewegungen dient die Muskulatur des Schulterblattes und die zu ihm ziehenden Muskeln; für kleine, unbedeutende — wahrscheinlich die Muskeln der Flosse selbst.

Nach genauerer Betrachtung also der Vorderextremität der Zahn- und Bartenwale sowie der Funktion der Flosse, kommen wir zum Schluß, daß wir bei der Ausbildung der Flosse dieser

Gruppen viel mehr mit der Konvergenzerscheinung, als mit einer genetischen Verwandtschaft zu tun haben. Bei dem Vergleich der Flossen miteinander müssen wir zu dem Resultate gelangen, daß der Typus der Flosse bei Odontoceten sich von dem Typus der Säugerextremität weiter entfernt, als die Flosse der Mysticeten, daß also auch die Zahnwale von Säugern abstammen müssen, die in früheren geologischen Epochen vorkamen, als die Vorfahren der Bartenwale. So findet die diphyletische Theorie KÜKENTHALS im Baue der Vorderextremität sowie ihrer physiologischen Funktion eine Stütze.

Literaturverzeichnis.

1) BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. VI, GIEBEL, E. G. und LECHE, W., Mammalia. 1900.
2) CARTE, ALEX. and MACALISTER, ALEX., On the Anatomy of Balaenoptera rostrata. Philosoph. Transact., 1868.
3) DÉLAGE, YVES, Histoire du Balaenoptera musculus etc. Poitiers 1886.
4) EIMER, THEOD., Vergleichend-anatomisch-physiologische Untersuchungen über das Skelett der Wirbeltiere. Leipzig 1901.
5) ESCHRICHT, DANIEL FRIEDRICH, Zoologisch-anatomisch-physiol. Untersuchungen über die nordischen Wallthiere. Leipzig 1849.
6) FLOWER, WILH. H., Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. Leipzig 1888.
7) KÜKENTHAL, WILLY, Ueber die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zool. Jahrb., Bd. V, 1891.
8) — Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren, Bd. II, Jena 1893.
9) — Die Wale der Arctis. Fauna Arctica, Bd. I, 1900.
10) MURIE, JAMES, On the Form and Structure of the Manatee (Manatus americanus). Transact. of the Zool. Society of London, Vol. VIII, 1874.
11) — On the Organization of the Caaing Whale (Globiocephalus melas). Ibidem Vol. VIII, 1874.
12) RACOVITZA, G. ÉMILE, Cétacés, 1902.
13) RAPP, WILHELM, Die Cetaceen, 1837.
14) STRUTHERS, J., Account of rudiment fingermuscles in Hyperoodon. Journ. Anat. and Physiol., 1874.

Erklärung der Tafelfiguren.

Tafel 24.

Fig. Ia. Lage der Flosse beim Embryo, von der Seite gesehen.

Fig. Ib. Lage der Flosse beim erwachsenen Tiere, von der Seite gesehen.

Fig. Ic. Lage der Flosse beim erwachsenen Tiere bei der Auswärtsrotation um ca. 90°, von oben gesehen.

Fig. II. Röntgenbild der Vorderextremität eines Embryo von Balaenoptera physalus von 138,8 cm Länge.

Zur Kenntnis der nachembryonalen Entwickelung der Stratiomyden.

Von

Simeon Jusbaschjanz.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i/B.

Hierzu Tafel 25—27 und 7 Figuren im Text.

Einleitung.

Die bis jetzt vorliegenden Arbeiten über Stratiomyden beziehen sich auf Imagines und tragen hauptsächlich einen morphologisch-systematischen Charakter. Ueber die Larven und deren Entwickelung und Metamorphose sind dagegen bisher nur wenige Untersuchungen angestellt worden. Die umfassendste Arbeit über die nachembryonale Entwickelung der Stratiomyden ist wohl die aus dem Jahre 1737 stammende Abhandlung von SWAMMERDAM, die ich in seiner „Bibel der Natur“ fand. Unter dem Namen „Asilus“ beschreibt er ausführlich den Bau und die Lebensgeschichte des „Wurms“ (der Larve) von Stratiomys chamaeleon. Zwar betrachtete SWAMMERDAM die Stratiomyslarve als „eine verdorbene Art von Geschöpfen, die mit der dunkeln Decke des Fluchs umhüllet sind“; in der Einleitung zu der sonderbaren Geschichte dieser Fliege sagt er: „Die Geschichte, die ich itzo zu beschreiben anfange, ist nach allen ihren Teilen so wunderbar, daß das Tier, welches sie betrifft, mit Recht unter die Meisterstücke der Natur gerechnet werden kann. So gar seltene und unerhörte Dinge gehen mit ihm vor.“ Trotz alledem verdienen SWAMMERDAMS Angaben volle Beachtung, da seine Beschreibung der inneren Anatomie der Larve und der äußeren Körperveränderungen während der Metamorphose so genau den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, daß kaum noch etwas hinzuzufügen wäre. SWAMMERDAM stellte zum erstenmal den genetischen Zusammenhang zwischen dem Wurm und der Kuhfliege oder Asilus fest und konnte gegen

die frühere Auffassung, welche behauptete, daß der Wurm zu einem Ei wird, aus dem dann „vermittelst eine Verstaltung eine Fliege hervorkomme, und das geschehe zufällig aus Fäulnis“, zeigen, daß das Ei nichts anderes als die Puppe ist, welche infolge verschiedener Gestaltsveränderungen aus der Larve direkt hervorgegangen ist. Zu seiner Beschreibung gibt er schöne, mit großer Sorgfalt ausgeführte Abbildungen, von denen einige auch in neuester Zeit Verwertung fanden (Lampert). Ein wie vorzüglicher Beobachter dieser Mann war, geht daraus hervor, daß er schon damals wußte, daß die Extremitäten der Imago bereits in der Larve vorhanden sind und die Verpuppung erst dann geschieht, „wenn die Gliedmaßen unter dem Balge genugsam angewachsen sind“.

Viel spärlicher sind die Angaben über die Stratiomyslarve in der neueren Literatur. Ganin soll sich seinerzeit mit der Entwickelung von Stratiomyden beschäftigt haben; sein Werk aber war mir leider unzugänglich, und in den Hoyerschen Referaten darüber fand ich nichts von Stratiomys. Allerdings hat Ganin, wie das Karawaiew angibt, Stratiomys als Vergleichsobjekt zu seinen Untersuchungen, die sich hauptsächlich auf Anthomyia bezogen, studiert.

Vaney beschrieb 1900 die Malpighischen Gefäße und 1902 den Schlundkopf der Stratiomyslarve und gibt dazu 2 Abbildungen. Auf die Entwickelung geht er nicht ein.

Sehr ausführlich und genau beschreibt Becker 1910 die Mundteile der Larve, worauf wir noch zurückkommen werden. Im Anschlusse an seine Untersuchungen behandelt er auch die Frage nach der Reduktion des Kopfes bei der Stratiomyslarve.

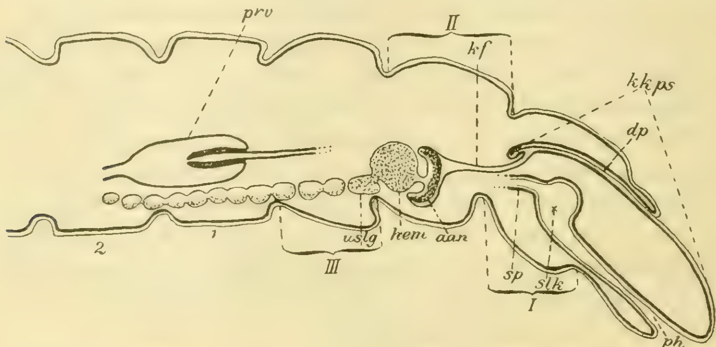
Das eben Mitgeteilte ist alles, was ich in der Literatur über die Stratiomyslarve fand, und diese geringe Zahl von Angaben muß um so auffallender erscheinen, als die Stratiomyden gerade in ihrer Entwickelung viele interessante Verhältnisse darbieten, die für das allgemeine Verständnis und die Beurteilung der Entwickelungsvorgänge der Dipteren nicht ganz ohne Bedeutung sind. Einerseits zeigen die Stratiomyden in ihrer Entwickelung einige Besonderheiten, die man bis jetzt bei anderen Dipteren nicht beobachtet hat; so kommt es bei ihnen zur Anlage besonderer Hypodermisanlagen im Thorax der Larve, die genau nach der Art der anderen Imaginalscheiben entstehen und bei der Metamorphose die imaginale Hypodermis liefern. Auch die Entstehungsweise der Thoracalscheiben weicht in vielen Punkten von dem üblichen Schema ab, indem die Bildung der Peripodalmembran resp.

des Peripodalraumes hier nicht auf eine Einsenkung der Anlage, sondern auf eine Ueberwachsung derselben von ihren Rändern zurückzuführen ist. Andererseits bietet die Metamorphose der Stratiomyden im Vergleich mit derjenigen anderer Dipteren relativ einfachere Verhältnisse, was zum richtigen Verständnis der Muskelmetamorphose sehr beiträgt und vielleicht ein neues Licht auf diese Streitfrage wirft.

Da ich den Wunsch hege, später in einer größeren Arbeit die vielen interessanten Erscheinungen der Metamorphose und Entwickelung der Stratiomyden ausführlicher zu beschreiben, was ein ungleich reicheres Material erfordern würde als das, welches mir zu den vorliegenden Untersuchungen zur Verfügung stand, möchte ich im folgenden eine Darstellung meiner bisherigen Ergebnisse über die wichtigsten Vorgänge der nachembryonalen Entwickelung der Stratiomyden geben. Bei der Untersuchung dieser Vorgänge wandte ich meine Aufmerksamkeit auch der inneren Anatomie der Larve zu und studierte eingehend den Bau und Mechanismus des Schlundkopfes, eines sehr kompliziert gebauten und in funktioneller Hinsicht höchst interessanten Organs. Ich lasse daher, um meine Befunde bezüglich dieses Organs nicht ganz zu übergehen, dem entwickelungsgeschichtlichen Hauptteil meiner Arbeit noch einen kurzen morphologischen Abschnitt folgen, in dem ich den Schlundkopf beschreibe.

Zunächst seien einige Bemerkungen über die Larve gemacht, die für das volle Verständnis des folgenden notwendig sind. Die Larve der Stratiomysfliege gehört zu den orthorhaphen Larven und ist hemicephal, das heißt, ihre Kieferkapsel ist in ihrer hinteren Hälfte in den Thorax eingezogen. Die Kieferkapsel ist dick, kegelig und zeigt seitlich in ihrem vorderen Drittel ein Paar kleine Augen und vor diesen ein Paar kleine Antennen mit je zwei kurzen Sinnespapillen. Bezüglich der Mundteile, die Becker genau untersuchte, verweise ich auf seine Beschreibungen und seine vorzüglichen Abbildungen (Fig. 18—20). Ich will hier aus seinen Befunden nur erwähnen, daß, wie er nachweisen konnte, die Stratiomyslarve keine median gelegene Mundöffnung hat, da dieselbe durch Verwachsung der „Ober-“ und „Unterlippe“ verschlossen ist. Die Nahrung wird durch seitliche, hinter der Verwachsungsstelle liegende Spalten in den Pharynx eingesaugt. Hinter der Kieferkapsel liegen die 11 Leibessegmente, die hinten, am letzten Segment, mit einem Haarkranz endigen. Lange, dünne Tastborsten findet man auf

dem ganzen Körper wie auf der Ventralseite, so auch auf dem Rücken zerstreut. Die Stratiomyslarve ist, nach BRAUER, peripneustisch oder vielleicht auch amphipneustisch; die Stigmen liegen am 1., 3.—7. und letzten Segment, an welchem die beiden Längstracheen durch eine Querspalte nach außen münden. Der lange, in seinem vorderen Abschnitte zum Saugapparat modifizierte Pharynx (Textfig. 1 *ph*) führt in eine kugelige Anschwellung desselben, den man als Schlundkopf bezeichnet *(slk)*, und welcher als Kauapparat funktioniert. Dieser geht in den Oesophagus über, welcher in den im Bereiche des 1. und 2. Abdominalsegmentes liegenden Proventriculus *(prv)* führt. Wie unser schematischer Längsschnitt zeigt, findet sich im 1. Thoraxsegment eine längs-



Textfig. 1. Ein kombinierter, schematischer Längsschnitt durch eine Odontomyialarve. Ok. 2, Obj. 16. *aan* Augenanlage, *dp* Dorsalplatte, *hem* Gehirn, *ph* Pharynx, *kf* Kopffalte, *kkps* Kieferkapsel, *prv* Proventriculus, *slk* Schlundkopf, *sp* Speiseröhre, *uslg* Unterschlundganglion. *I, II, III* erstes, zweites, drittes Thoraxsegment; *1, 2* erstes und zweites Abdominalsegment.

und auf dem Querschnitt auch quergebogene Chitinplatte: die Dorsalplatte *(dp)* („Endoskelett" nach BECKER). Sie ist nichts anderes als die hintere Partie der dorsalen Kopfwand, welche, da der Kopf eingezogen ist, in das 1. Segment zu liegen kommt. Hierin liegt ein wichtiger Unterschied zu den Musciden, bei denen der eingezogene Kopfteil dem vorderen Ende desselben entspricht, indem es, wie das WEISMANN an Embryonen von Musca beobachtet hat, sich nach innen einstülpt; auf diese Weise wird die Mundöffnung der Muscidenlarven weit nach innen verschoben, während sie bei Stratiomyden ihre ursprüngliche Lage behält. In der hinteren Hälfte des 2. Segments liegt das zweiteilige Hirn *(hem)*, dem das Unterschlundganglion *(uslg)* und 11 Bauchganglien folgen. Dicht vor dem Gehirn, mit ihm durch den Nervus opticus verbunden,

findet sich die Augenanlage *(aan)*, welche nach vorne von der „Kopffalte“ *(kf)* umhüllt wird. Bezüglich der letzteren bedarf der Beckersche schematische Längsschnitt durch eine Stratiomyslarve insofern einer Berichtigung, als die Kopffalte, welche auf seiner Fig. 29 als die direkte Fortsetzung der die Dorsalplatte bekleidenden Hypodermistasche dargestellt ist, nur mit deren ventraler Wand oder der Kopfhypodermis im Zusammenhang steht, während dahinter die Hypodermistasche der Dorsalplatte frei endet (Textfig. 1).

Die Larven leben in Pfützen und Wassergräben und ernähren sich von faulen Vegetabilien. Bekanntlich verpuppen sie sich in der letzten Larvenhaut, welche für die weiche, zarte Puppe eine gute Schutzhülle bildet, da sie sehr dick ist und eine große Menge von Kalkkonkrementen enthält (Leydig), die ihr ein festes Gefüge geben. Bei der Verpuppung zieht die Larve ihren Körper stark zusammen und umgibt sich mit einer dünnen, seidenartigen Puppenhülle. Dabei treten die Dorsalplatte und der Schlundkopf aus den sie umgebenden Hypodermistaschen heraus und bleiben an der Chitinhaut hängen. Die Puppenstadium dürfte 11—13 Tage dauern. Die Larven kann man auch zur vorzeitigen Verpuppung zwingen, indem man sie in ungünstige Verhältnisse bringt. Die Imagines unterscheiden sich in diesem Falle von den normal entwickelten nur durch ihre geringere Größe. Dieselbe Erscheinung hat übrigens Wahl für Eristalis beobachtet.

2. Material und Methode.

Das Material für meine Untersuchungen bestand aus Larven und Puppen von Odontomyia tigrina, Odontomyia viridula und Stratiomys chamaeleon. Die untenstehende Darstellung bezieht sich hauptsächlich auf Odontomyia tigrina, von der ich die meisten Entwicklungsstadien erhielt. Die Larven sammelte ich Ende September 1908 in der Nähe von Freiburg in den Hanflöchern bei Hugstetten, wo ich sie in Menge fand. Ich fixierte damals eine große Anzahl Larven verschiedenen Alters, Puppen gab es aber zu der Zeit nicht mehr. Danach suchte ich mir im nächsten Frühling und Sommer möglichst viele Puppen zu verschaffen. Zu diesem Zwecke legte ich einige Aquarien an, um die Larven darin sich weiter entwickeln und verpuppen zu lassen. Es kam dabei hauptsächlich darauf an, möglichst viele Puppenstadien von den ersten Tagen der Nymphose zu bekommen, denn bei Stratiomyden, eben-

so wie bei Musciden, gehen die wichtigsten Vorgänge der Metamorphose in den ersten 48 Stunden vor sich. Wenn ich nun anfangs hoffte, auf diesem Wege eine lückenlose Reihe von Puppenstadien zu erhalten, so habe ich doch bald erfahren müssen, daß die Tiere sich sehr schlecht für die künstliche Züchtung eignen und meistens zugrunde gehen. Ich bekam daher sehr wenig Puppenstadien und auch die im Freien gesammelten Puppen konnten die Lücken in meinem Material nicht völlig ausfüllen, da sie meistens zu den späteren Stadien gehörten.

Waren meine Untersuchungen durch den Mangel an ausgiebigem Material schon erschwert, so kamen dazu im Anfange noch technische Schwierigkeiten, die ich aber zum Teil beseitigen konnte. Wie schon erwähnt, enthält die Chitinhaut der Larve viel Kalkkonkremente und hat eine sehr derbe Beschaffenheit. Beim Schneiden kam es darauf an, den Kalk zu entfernen und das Chitin zu erweichen. Das erstere erreichte ich dadurch, daß ich die Larven in heißer Sublimatlösung nach Gilson-Petrunkewitsch fixierte, die sich auch sonst als bestes Fixierungsmittel für Stratiomydenlarven erwies. Durch die darin enthaltene Salpeter- und Essigsäure wurden die Kalkkonkremente aufgelöst. Damit die fixierende Flüssigkeit schnell und gründlich die Larve durchtränken konnte, schnitt ich vor der Fixierung den vorher mit Chloroform betäubten Larven das Ende des Abdomens ab. Zur Erweichung des Chitins wandte ich Eau de Javelle an; damit die inneren Organe dabei nicht beschädigt wurden, ließ ich die Larven nur mit ihrem vorderen Ende in die Flüssigkeit tauchen, indem ich sie an ihrem hinteren geöffneten Ende am Deckel der die Flüssigkeit enthaltenden Schale mit Paraffin befestigte. Dieses Verfahren wandte ich nur bei älteren Larven an, während die jüngeren, mit verhältnismäßig dünnerer Chitinhaut, sich ohne weitere Behandlung schneiden ließen. Auf diese Art und Weise erhielt ich manche gute Schnittserie, doch erzielte ich bessere Schnitte, indem ich späterhin dazu überging, nur noch Larven zu schneiden, die kurz vor der Häutung fixiert waren. Wenn in diesem Falle das äußere harte Chitin meistens absplitterte, so blieb doch die neu ausgeschiedene weiche Chitinhaut und damit auch die Hypodermis intakt. Das Schneiden der weichhäutigen Puppen bot keine Schwierigkeiten, da ich sie aus ihrer harten Puppenhülle (der letzten Larvenhaut), leicht entfernen konnte. — Von den in Paraffin und teilweise auch Paraffin-Celloidin eingebetteten Larven und Puppen wurden Quer- und Längsschnitte von

$7^1/_2$ und 10 μ angefertigt und mit Hämatoxylin (nach DELAFIELD) und Pikrokarmin oder Eosin gefärbt. Bei der Einbettung wandte ich beim Ueberführen der Objekte in Paraffin anstatt Xylol Cedernholzöl an, in welchem die Objekte nicht so spröde werden, wie das in Xylol der Fall ist.

3. Die Thoracalscheiben.

Wie ich oben erwähnte, war es schon SWAMMERDAM bekannt, daß die Anlagen der Flügel und Beine bereits in der Larve vorhanden sind. Im zweiten Kapitel seiner „Bibel“ sagt er: „Es verwandelt sich in der Tat der Wurm oder die Raupe nicht in ein Puepgen, sondern wird durch Anwachs der Glieder zu einem Puepgen. Desgleichen . . . . eben derselbe Wurm und eben dieselbe Raupe, die durch Abstreifen der Haut die Gestalt eines Puepgens angezogen hatte, wird aus demselben zu einem geflügelten Tiere“, und „daher kommt es auch, daß man an einem Goldpuepgen alle Gliedmaßen und Teile des zukünftigen Tierchens so klar und deutlich erkennen und unterscheiden kann als an dem Tierchen selbst. Ja . . . . man kann diese Schickung der Gliedmaßen schon in dem Wurm selbst wahrnehmen, und durch ein geschicktes Abstreifen seiner Haut zum Vorschein bringen.“ War also dem alten SWAMMERDAM vor fast 200 Jahren schon die Bedeutung dieser Anlagen bekannt, so muß es gegenüber dieser Tatsache um so mehr auffallend erscheinen, daß spätere Forscher bezüglich ihrer Bedeutung vollkommen im Dunkeln blieben: DUFOUR beschrieb sie 1841 bei Musciden als „Corps ganglionoides“, LEUCKART 1858 bei Melophagus als „kugelige oder nierenförmige Zellkörper“, SCHEIBER 1860 bei Oestriden „Tracheenganglien“. Andere Forscher, wie LYONETT und AGASSIZ (1857), bestätigten zwar SWAMMERDAMS Beobachtungen, indem sie die Flügelanlagen als solche bei einer Raupe erkannten, brachten aber über ihre Entstehung und Ausbildung nichts Neues.

WEISMANN ist der erste gewesen, der die Anlagen der Gliedmaßen einem gründlichen Studium unterzog und ihre Bedeutung vollständig erkannte. Er fand sie von neuem zuerst bei Tipuliden und dann auch bei Musciden auf, und nannte sie „Imaginalscheiben“. Die Resultate seiner Untersuchungen legte er in zwei 1864 und 1866 erschienenen Arbeiten über Corethra und Musca nieder, die dann die Grundlage für alle späteren Untersuchungen anderer Forscher bildeten. Unter dem Namen Imaginalscheiben faßte er „jene in der Larve schon vorhandenen Teile“ zusammen, „aus

welchen später Brust und Kopf der Fliege samt den ihnen zugehörigen Anhängen, den Beinen, Flügeln, Schwingern und Stigmenzapfen einerseits, dem Rüssel, den Antennen und Augen andererseits sich bilden. Er stellte bei Dipteren zwei Typen der Extremitätenentwicklung auf, die in ihren Extremen durch Corethra und Musca repräsentiert werden. Bei der letzteren liegen die Imaginalscheiben tief im Körperinnern und sind „scheibenförmige, von strukturloser Membran umschlossene Zellanhäufungen, welche teils in den Verlauf eines Nervenstammes eingeschaltet sind und dann als Wucherungen des Neurilemms betrachtet werden müssen, teils größeren Tracheen ansitzen und Auswüchse der Peritonealhaut derselben darstellen“. Bei Corethra dagegen „handelt es sich von Anfang an um eine einfache Ausstülpung der Hypodermis, die allmählich zum Anhang auswächst, zugleich eine spiralige Lagerung annimmt, und, indem sie die Hypodermis zu einer grubenförmigen Einstülpung zurückdrängt, von dem Umschlagsrand derselben scharf wie von einer Hüllmembran umgeben wird“. Daß die Thoracalscheiben der Musciden auch von der Hypodermis ihren Ursprung nehmen, war natürlich mit den damaligen technischen Mitteln nicht festzustellen, da es sich hier um äußerst feine und komplizierte Verhältnisse handelte, deren Klarlegung später durch die Anwendung der modernen Schnitt- und Färbemethoden möglich wurde.

1889 zeigte van Rees auf Grund der Untersuchungen an Serienschnitten, daß bei Musca die Imaginalscheiben der Beine und der Flügel durch einen Stiel mit der Hypodermis verbunden sind. In diesen Stielen konnte er ein feines Lumen nachweisen, durch welches der blasige Anteil der Imaginalanlagen nach außen mündet. Danach sprach er die Vermutung aus, daß wenigstens die vorderen Beinpaaranlagen, die der Hypodermis sehr nahe liegen, samt ihren Verbindungsstielen ektodermale Bildungen sind und der Stiel wäre dann nichts anderes als der stark verlängerte Halsteil einer ins Innere des Körpers eingestülpten Hauttasche. Den inneren Raum dieser Tasche nannte er „peripodalen Raum“, die ihn nach außen begrenzende Scheibe „peripodale Membran“. Bezüglich der anderen Imaginalscheiben nahm er dagegen an, daß sie aus dem trachealen Epithel entstehen. Dazu veranlaßte ihn hauptsächlich die tiefe Lage dieser Anlagen und der Umstand, daß er den Stiel der Schwingerscheibe bis an die Hypodermis nicht verfolgen konnte und ihn an der Matrix einer Trachee scheinbar enden sah. Daß er aber selber von der Richtigkeit dieser letzten Annahme nicht

ganz überzeugt war, zeigen seine folgenden Worte: „Es schien mir, daß es bei den jetzigen Erfordernissen nur in einem Falle möglich sein würde, zu einer befriedigenden Lösung zu gelangen, wenn man es wahrscheinlich machen könnte, daß die Imaginalscheiben nicht nur aus dem ektodermalen Gewebe sich entwickelten, sondern in letzter Instanz vom Ektoderm“ (d. h. von der Hypodermis) „selbst herzuleiten sind, wenn auch anpassungshalber auf bedeutendem Umwege“. Diese Vermutung bestätigte sich im vollen Umfange durch die Untersuchungen späterer Forscher, hauptsächlich durch die von WAHL, der sich mit der Entwicklung der Imaginalscheiben bei Syrphiden beschäftigte. In einer 1899 erschienenen Arbeit über Eristalis tenax zeigte er, daß die Thoracalscheiben derselben auch hier tief in die Leibeshöhle eingesenkt sind und mit der Hypodermis durch Stiele in Zusammenhang stehen, mit Ausnahme der oberen Prothoracalscheiben, die sich unmittelbar unter der Hypodermis befinden und direkt nach außen münden. Die Verbindung der Imaginalscheiben mit den Tracheen ist nicht anders aufzufassen als das sonstige Verhältnis der Tracheen zu irgendeinem anderen Organ, in welches Tracheenkapillaren eindringen. In einer anderen, kurz darauf erschienenen Arbeit (1901) gelang es ihm, die Anlagen der Thoracalscheiben auch in ihren ersten Entwicklungsstadien zu studieren. Er fand in den jüngsten Larven von Eristalis die Anlagen der Extremitäten als kleine einschichtige Verdickungen der Hypodermis von etwa halbkugeliger Gestalt mit peripher gelagerten Kernen. Indem diese einschichtige Hypodermisverdickung in die Tiefe einsinkt, entsteht ein einschichtiges Säckchen. Erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung bildet sich im Grunde dieses Säckchens eine Verdickung, welche die eigentliche Anlage des Körperanhanges darstellt.

Durch diese und ähnliche Untersuchungen an Vertretern anderer Insektengruppen wurde die Einheitlichkeit des Ursprungsorts der thoracalen Imaginalscheiben, die Bildung von der Hypodermis aus nachgewiesen. Im Zusammenhange damit nahm man an, daß auch die Entstehungsweise der Anlagen überall die gleiche sei und im wesentlichen mit dem von WEISMANN für Corethra beschriebenen Entwicklungsmodus identisch sei.

Dem gegenüber konnte ich mich im Verlaufe meiner Studien an Dipterenlarven allmählich überzeugen, daß, wenn auch dieser Entwicklungsmodus für die meisten Dipteren gilt, so doch nicht bei allen Vertretern dieser Insektenordnung vorkommt. Im Gegen-

teil: bei dem Vergleich der Extremitätenanlagen der Stratiomyden mit denen der anderen Dipteren stellte es sich heraus, daß die Bildung der thoracalen Imaginalscheiben der Stratiomyden von dem üblichen Schema ziemlich abweicht, indem die Entstehung des Peripodalraumes hier, wie in der Einleitung schon bemerkt, nicht auf Einsenkung, sondern auf einen Ueberwachsungsprozeß zurückzuführen ist.

Die thoracalen Imaginalscheiben von Odontomyia gleichen in ihrer Lagerung denjenigen von Corethra, d. h. sie befinden sich unmittelbar unter der Hypodermis und ihr Peripodalraum mündet direkt nach außen. Während aber bei Corethra die Thoracalscheiben in der Zahl von 6 Paar vorhanden sind, finden wir bei Odontomyia deren sieben, die auch auf die einzelnen Thoracalsegmente anders verteilt sind. Bei Corethra weist jedes Brustsegment 2 Paar Anlagen auf, ein ventrales und ein dorsales. Die ventralen werden zu den Beinpaaren, von den dorsalen wandelt sich das des Metathorax in die Schwinger, das des Mesothorax in die Flügel, während aus der entsprechenden Anlage des Prothorax die Stigmenhörner der Puppe hervorgehen. Die letzteren fehlen bei Stratiomyden und dementsprechend finden wir im Prothorax der Larve nur das ventrale Anlagenpaar. Der Meso- und Metathorax dagegen besitzen je 3 Paar Imaginalscheiben (Textfig. 6): ein ventrales, ein laterales und ein dorsales. Aus den letzteren gehen aber nicht wie bei Corethra die Flügel hervor, sondern sie dienen zur Bildung der dorsalen Hypodermis; die Flügel, resp. die Schwinger werden dagegen aus den lateralen Scheiben gebildet. Die geringe Zahl der Anlagen im Prothorax hängt damit zusammen, daß dieses Segment bei der Imago einen sehr kleinen Umfang hat und vollständig vom Mesothorax überdeckt wird.

Um nun das Prinzip der Entwickelung der Thoracalscheiben klar zu machen, betrachten wir zuerst verschiedene Stadien einer Hypodermisanlage, an welcher die Verhältnisse am deutlichsten hervortreten. In den jüngsten Larven stellen sie lange, schmale Scheiben mit zuerst einer, dann mehreren Reihen von Kernen dar. Die Fig. 1 zeigt uns die Ansicht einer solchen jungen Anlage *(imgs)*, welche schon in diesem Stadium, wie das aus der Lage ihrer Kerne hervorgeht, aus mehreren Schichten zu bestehen scheint. Ihre periphere Partie ist hier von einer dünnen Schicht unveränderter Hypodermis überlagert, da der Schnitt die Anlage am Rande getroffen hat. Zellgrenzen treten wie in diesem so auch in folgenden Entwickelungsstadien nicht deutlich

auf. Ein etwas älteres Stadium derselben Anlage zeigt uns die Fig. 2. Die Anlage hat hier in ihrem Umfange bedeutend zugenommen; ihre Kerne haben sich vermehrt und liegen im Basalteile der Imaginalscheibe angehäuft, während der periphere Teil derselben vollständig kernlos ist. Aus der basalen Lage der Kerne, welche auch in späteren Stadien beibehalten bleibt, folgt, daß das Wachstum der Anlage hauptsächlich auf ihren Basalteil beschränkt ist. Dieser Umstand hat aber zur Folge, daß beim fortschreitenden Wachstum die imaginale Zellmasse, da hier keine Einsenkung unter das Niveau der Hypodermis stattfindet, sich allmählich in der in unserer Figur durch Pfeile bezeichneten Richtung, längs der Basalmembran ausbreitet. Dabei drängt sie die seitlichen Hypodermiszellen *(hypk)* gegen die Körperoberfläche, wodurch an derselben eine leichte Vorwölbung entsteht. Das nächste Stadium, welches ich untersuchte, ist in Fig. 3 dargestellt. Wir sehen, daß die Anlage im Vergleich mit dem eben beschriebenen Stadium in ihrer Entwickelung weit fortgeschritten ist, indem sie außer der starken Vermehrung ihrer Zellen auf ihrer Außenseite noch eine breite Einsenkung zeigt *(prdr)*, die den Peripodalraum darstellt. Da nun die Unterseite der Anlage sich auf dem gleichen Niveau wie die der Hypodermis befindet, also eine Einsenkung der Anlage unter die Hypodermis nicht stattgefunden hat, so fragt es sich, wie der Peripodalraum entstanden ist. Diese Frage läßt sich leicht beantworten, wenn wir uns vorstellen, daß die imaginale Zellmasse, nachdem sie sich eine Zeitlang längs der Basalmembran ausgebreitet hat, in einem gewissen Stadium, infolge der räumlichen oder irgendwelcher anderen Verhältnisse sich mit ihren Rändern nach außen umgebogen, und auf diese Weise einen Umschlagsrand über die Anlage gebildet hat. Da beim Aufwärtswachsen der Ränder der Imaginalscheibe die anliegende Hypodermis mitgezogen wird, so findet man, daß der Umschlagsrand aus 2 Schichten besteht: einer äußeren hypodermalen und einer unteren imaginalen, welche die eigentliche Peripodalmembran darstellt; die obere Schicht unterscheidet sich von der unteren durch ihre großen Kerne *(hypk)* und dunklere Färbung.

In dieser Art können wir uns die Bildung des Peripodalraumes erklären und wir sehen zugleich, daß seine Entstehungsweise hier im wesentlichen anders verläuft als bei Eristalis oder Corethra. Es wäre vielleicht nicht unzweckmäßig, den Peripodalraum der Stratiomyden, da bei ihnen zuerst die eigentliche mehrschichtige Anlage und dann erst nachträglich der Peripodalraum

zur Bildung kommt, als „sekundären“ zu bezeichnen, im Gegensatze zu dem primären Peripodalraum der eben erwähnten Dipteren, bei denen, wie wir das aus dem Beispiele von Eristalis gesehen haben, zuerst ein Peripodalraum eingesenkt wird, aus dessen Grunde dann die eigentliche Anlage hervorgeht.

Man soll nun nicht denken, daß das weitere Wachstum der Anlage nur in der von dem Umschlagsrand der Anlage eingeschlagenen Richtung vor sich geht, sondern es findet ganz gleichmäßig in allen Teilen der Anlage statt. Da die Hypodermisanlagen keinen äußeren Körperanhang bilden und nur zum Ersatz der larvalen Hypodermis dienen, so entsteht an ihnen keine Ausstülpung des Basalteiles nach außen, wie das bei den Bein- und Flügelanlagen der Fall ist. Ihr Peripodalraum schwindet bei der Metamorphose, indem die ihn bildende Peripodalmembran allmählich ausgeglichen wird.

Das ist das Entwickelungsprinzip dieser Anlagen, welches auch der Entwickelung aller anderen Thoracalscheiben zugrunde liegt; die Verhältnisse treten jedoch an den kurzen gedrungenen Bein- und Flügelanlagen nicht so deutlich zutage wie an den langen und schmalen Hypodermisanlagen. Nachdem wir uns dieses Prinzip klar gemacht haben, können wir zur Betrachtung der anderen Thoracalscheiben übergehen.

Die jüngsten Beinanlagen, welche ich untersuchte, stellen kleine Wucherungen der Hypodermis dar und fallen gleich durch ihre hellere Färbung auf. Sie haben eine kegelstumpfförmige Gestalt (Fig. 4, Taf. 25) und liegen mit ihrer breiteren Basalfläche der Basalmembram der Hypodermis an. Ihre basalliegenden Kerne haben eine kugelige bis länglich-ovale Form und erscheinen in diesem Stadium noch nicht bedeutend verschieden von jenen der Hypodermiszellen. Die Lage der Beinanlage ist gekennzeichnet durch große Tracheenendzellen *(trnz)*, die an dieser Stelle der Hypodermis dicht anliegen, vor allem aber durch die Tastborsten, die in Zwei- oder Dreizahl über den Anlagen stehen.

Die Tastborsten findet man fast in allen Körpersegmenten, hauptsächlich aber auf deren ventralen Flächen. Sie werden von großen, besonders umgestalteten Hypodermiszellen — Borstenmatrixzellen — abgeschieden, die zwei- oder dreikernig erscheinen. In ihrer äußeren Erscheinung zeigen sie große Aehnlichkeit mit den mehrkernigen Giftdrüsen von Gastropacharaupen; ob sie aber außer der Funktion der Borstenbildung, die sie unzweifelhaft besitzen, auch als giftsezernierende Drüsen funktionieren, muß einer

näheren Untersuchung vorbehalten bleiben. Da man dem Bau dieser Borsten bis jetzt wenig Beachtung geschenkt hat, so wird es vielleicht nicht überflüssig sein, auf denselben etwas näher einzugehen. Den Bau und die Gestalt der Borsten kann man am besten an solchen Borstengruppen studieren, welche von den Imaginalscheiben weit entfernt liegen und in keiner näheren Beziehung mit ihnen stehen. In Fig. 5a u. 5b (Taf. 25) habe ich zwei aufeinanderfolgende Frontalschnitte durch eine im Bereiche der ventralen Hypodermis liegende Borstengruppe abgebildet. Das Chitin und die mit ihm gelenkig verbundenen Borsten, welches bei der betreffenden Larve durch die Fixierung von der Hypodermis weit abgehoben war, habe ich hier, des Platzes wegen, nicht mitgezeichnet; dagegen sieht man hier sehr schön die Borstenmatrixzellen und die mit ihr in engster Beziehung stehende Sinneszellgruppe. Die Borstenmatrixzelle (Fig. 5a, Taf. 25) hat eine langgestreckte, kolbenförmige Gestalt und steckt mit ihrem Halsteil in der Hypodermis, während ihr Basalteil knopfartig über die innere Fläche der Hypodermis hinausragt. Im Basalteile tritt außer den zwei großen Matrixzellkernen *(mzk)* noch ein kleiner hellgefärbter Kern auf *(szk)*. Dieser gehört dem vielzelligen Ganglion oder der Sinneszellgruppe an, welche im nächstfolgenden Schnitte (Fig. 5b, Taf. 25) zum Vorschein kommt. Die Sinneszellgruppe mit dem dazu gehörigen Nerv *(n)*, der sich von einem stärkeren Nervenast *(n^1)* abzweigt, liegt der Matrixzelle dicht an und übermittelt die Uebertragung der äußeren Reize auf das Zentralorgan. Zellgrenzen zwischen ihren einzelnen Elementen als auch zwischen ihr und der Matrixzelle konnte ich nicht nachweisen. Die Borsten werden bei der Häutung mit dem übrigen Chitin abgeworfen und ihre Neubildung geht, wie das Weismann seinerzeit bei Corethra ganz richtig vermutet hat, von einem weichen Achsenteil aus, an dessen Oberfläche Chitin abgelagert wird. Der Achsenteil geht aber nicht von einer indifferenten Hypodermiszelle, sondern von der eben beschriebenen großen mehrkernigen Zelle aus.

Da, wo man die Tastborste in der Nähe von den ventralen Imaginalscheiben findet, liegen sie immer medial von der letzteren. Die Fig. 6 (Taf. 25) stellt uns einen Querschnitt durch die linke mesothoracale Beinanlage *(imgs)* dar, welcher gegen die Körperoberfläche, da der Schnitt am Rande der Anlage getroffen ist, von einer dünnen, dunkler gefärbten Hypodermisschicht überdeckt ist. Rechts von der kleinen Beinanlage, die 4 große, über-

einander gelagerte Kerne enthält, liegt eine große Borstenmatrixzelle mit stark verlängertem, an ihrem äußersten Ende zweiteiligen Halsteil. Dieser dringt in das Chitin und wird von einer stark verdickten, ebenfalls zweiteiligen Chitinpartie *(brsb)* eingefaßt, auf der die Borsten aufsitzen. Von der letzteren ist in unserer Figur nur der Basalteil der rechten Borste *(bor)* zu sehen, deren weiterer Verlauf sowie die Umrisse der anderen Borsten hier punktiert angegeben ist. Am Basalteil der Matrixzelle sehen wir außer dem großen Matrixzellkern *(mzk)* noch einige kleine heller gefärbte Kerne, die wohl der Sinneszellgruppe angehören.

Fast die gleichen Verhältnisse treffen wir bei allen anderen Bein- und Flügel- resp. Schwingerscheiben. Die beiden letzteren entstehen median von den seitlichen Tastborsten und erscheinen etwas größer als die Beinscheiben. Was die dorsalen, meta- und mesothoracalen Anlagen betrifft, so haben wir sie schon oben besprochen. Die in Fig. 1 (Taf. 25) abgebildete Hypodermisanlage ist derselben Serie entnommen wie die Fig. 6 (Taf. 25). Bezüglich des feineren Verhaltens der Nerven und Tracheen zu den Imaginalscheiben verweise ich auf die Arbeit von Wahl, welcher dieselben bei der Eristalislarve eingehend untersucht hat.

Im weiteren Verlauf der Entwickelung differenzieren sich die Imaginalscheiben immer mehr von der Hypodermis. Unter Vermehrung ihrer Zellen wachsen sie weiter, und die zuerst etwa kegelstumpfförmigen Imaginalscheiben nehmen allmählich infolge des basalen Wachstums eine brotlaibförmige Gestalt an. Zugleich setzt die Bildung des Peripodalraumes ein, der mit jeder Häutung, entsprechend der Dehnung der Anlage, immer größer wird. Ein Bild von einer Imaginalscheibe mit schon ausgebildetem Peripodalraum zeigt uns der in Fig. 7 (Taf. 25) abgebildete Querschnitt durch die rechte, mesothoracale Beinanlage, sowie auch Fig. 8 (Taf. 25), welche die rechte Schwingeranlage darstellt. Die letztere gleicht in diesem Stadium noch vollständig der Flügelscheibe. Die beiden Schnitte stammen von einer Larve, welche kurz vor der Häutung fixiert wurde: unter der äußeren Chitinhaut (Fig. 8 *ach*, Taf. 25), welche sich von der Hypodermis abgehoben hat, sieht man eine dünne Schicht von frisch ausgeschiedenem Chitin *(nch)*. Die imaginale Zellmasse ist hier schon auf den ersten Blick durch ihre zahlreichen kleinen Kerne, welche auch heller gefärbt sind als diejenigen der seitlich und über ihnen liegenden Hypodermiszellen *(hypk)*, zu erkennen. Von Zellgrenzen sowohl zwischen einzelnen Zellen als auch zwischen diesen und der in Fig. 7 (Taf. 25) links

von der Anlage liegenden Matrixzelle, deren Kern *(mzk)* sehr deutlich hervortritt, sieht man wenig. Die Borste ist in diesem Schnitt nicht getroffen, wohl aber der Plasmafortsatz, dem sie aufsitzt *(brsb)*. Durch Vergleich der beiden Figuren erkennt man, daß der Peripodalraum der Schwinger- resp. Flügelanlage viel breiter und tiefer ist als jener der Beinanlage. Das hängt wohl damit zusammen, daß die ersteren den ventralen in der Entwickelung voranschreiten. Die entsprechende Hypodermisanlage, die wir oben in Fig. 2 schon kennen gelernt haben, zeigt zu dieser Zeit noch keinen Peripodalraum. Der weitere Verlauf der Entwickelung ist schon zur Genüge aus den Untersuchungen anderer Forscher bekannt und deshalb werde ich mich darin kurz fassen. Nachdem die Imaginalscheibe genügend gewachsen ist, stülpt sich ein Teil derselben gegen den Peripodalraum vor und bildet die innere Extremitätenhöhle, in der Muskeln, Tracheen und Nerven zur Entwickelung und weiteren Ausbildung kommen. Wie die Figg. 9 und 10 zeigen, bleiben bei Odontomyia die ursprünglichen, durch Ueberwachsung entstandenen Verhältnisse noch ziemlich lange erhalten, d. h. auch in späteren Stadien liegt die untere Fläche der Imaginalscheibe auf dem gleichen Niveau wie diejenige der Hypodermis. Die beiden Schnitte stammen von einer Larve, welche im Vergleich mit der oben besprochenen viel weiter in der Entwickelung fortgeschritten ist. Die Fig. 9 (Taf. 25) stellt einen Querschnitt durch die linke mesothoracale Beinanlage dar und zeigt auf ihrer inneren Seite eine von Mesodermzellen dicht ausgefüllte Ausstülpung. Die zwei großen Kerne der Matrixzelle *(mck)* finden sich auch hier auf der medialen Ecke der Anlage und liegen unmittelbar unter der Basalmembran. Ihr Plasma ist in diesem Schnitte durch seine etwas hellere Färbung von dem der Anlage deutlich zu unterscheiden und läuft gegen die Körperoberfläche in einen langen, in seiner Mitte umgebogenen Halsteil aus. Auf die Mesodermzellen sowie auf den kurzen Fortsatz, welcher der unteren linken Seite der Anlage ansitzt, kommen wir noch zu sprechen. Die in Fig. 10 (Taf. 26) abgebildete Flügelanlage erscheint bereits etwas ins Körperinnere eingesenkt. Dieses hängt wohl mit der lateralen Lage der Anlage zusammen, in der sie, im Vergleich mit den Beinanlagen, viel weniger Platz für ihre Entfaltung besitzt. Deshalb findet man auch, daß, während bei den langen, flach ausgebreiteten Beinanlagen der Peripodalraum sehr oberflächlich liegt, er bei den kurzen, seitlich zusammengepreßten Flügelanlagen tiefer erscheint. Beim weiteren Wachstum

kommen auch die Beinscheiben teilweise in die Leibeshöhle zu liegen; dieses Einsinken der Anlagen ist natürlich eine sekundäre Erscheinung und kann bei der Deutung der Entstehung des Peripodalraumes nicht in Betracht gezogen werden.

Ueber das Mesoderm der Extremitäten.

Wir müssen jetzt noch kurz die Frage nach der Entstehung jener mesodermalen Zellen berühren, die sich in den Extremitätenhöhlen ausgewachsener Larven finden und die Muskeln der Extremitäten liefern. Bezüglich ihrer Entstehung gibt es bekanntlich zwei Ansichten: die eine, von Ganin vertreten, leitet die Mesodermzellen vom Ektoderm der Imaginalscheiben ab, indem sie die Zellen, welche die Anlage bilden, sich in eine obere hypodermale und in eine untere mesodermale Schicht spalten läßt. Dieser Ansicht schließen sich Viallanes, van Rees und von den neueren Autoren Vaney an. Der letztere gibt in Taf. I Fig. 7 seiner Dipterenarbeit einen Querschnitt durch die Flügelanlage einer Gastrophiluslarve, welcher die Abspaltung der Mesodermzellen aus dem Ektoderm zeigen soll. An einer Stelle seiner Abbildung sieht man eine kleine Wucherung des Ektoderms, deren Zellen vielleicht als Uebergangszellen zwischen dem Ektoderm und freien Mesodermzellen aufgefaßt werden können. Die andere Ansicht, von Kowalewsky vertreten, nimmt an, daß der mesodermale Anteil der Imaginalscheiben auf sogenannte „Wanderzellen", die sich als freie embryonale Mesodermzellen in der Leibesflüssigkeit finden, zurückzuführen ist. Dieser Ansicht schließt sich auch Karawaiew an. Nach meinen eignen Befunden kann ich mich weder für die erste noch für die zweite Ansicht direkt entscheiden. Zwar scheint mir die letzte Annahme nicht unwahrscheinlich zu sein, weil die Zellen in den Extremitätenhöhlen, wie das aus der Fig. 9 zu ersehen ist, in ihrem Aussehen doch ziemlich verschieden von den Zellen der Imaginalscheibe sind; dagegen weisen sie eine große Aehnlichkeit mit den freien Mesodermzellen ($mesz_1$), die in unserer Figur in der Nähe der Anlage, an deren unterer Seite zu sehen sind, auf. Auch an der Basis der Flügelanlage (Fig. 10) findet sich eine kleine Gruppe von freien Mesodermzellen. Man kann nun annehmen, daß, indem diese noch indifferenten, in der Leibeshöhle frei umherwandernden Mesodermzellen in die Extremitätenhöhlen eindringen, sie sich an die Imaginalscheiben anheften, sich vermehren und den mesodermalen

Anteil der Anlage liefern. So plausibel auch diese Ansicht erscheint, so muß doch andererseits bemerkt werden, daß auch die andere Ansicht sehr vieles für sich hat. So habe ich in einigen Präparaten beobachtet, daß, wenn auch die mesodermalen und ektodermalen Anteile der Anlage sich voneinander unterscheiden ließen, doch keine feste Grenze durch eine Basalmembran zwischen ihnen gegeben war, so daß die Bilder teilweise den von VANEY in seiner Fig. 7 dargestellten ähnlich waren. Eine Entscheidung dieser Frage möchte ich daher nicht geben; sie läßt sich nur auf zahlreiche Beobachtungen über das erste Auftreten mesodermaler Elemente im Lumen der Anlage gründen, die mir nicht in hinreichender Menge zur Verfügung stehen.

4. Kopfscheiben.

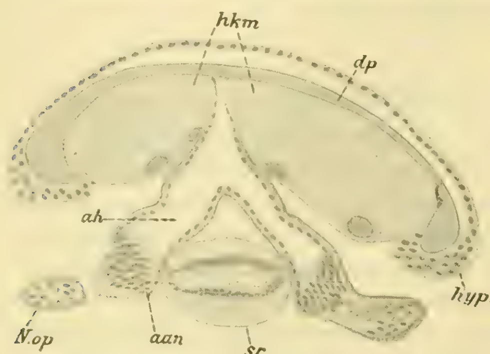
Bei der Entwicklung des Kopfes der Stratiomyden kommt es, wie bei Musciden und Syrphiden, zur Anlage einer sogenannten Kopffalte, einer taschenförmigen Einstülpung der Kopfhypodermis, aus der die verschiedenen Bestandteile des Imagokopfes ihren Ursprung nehmen und in der sie zur Weiterentwickelung kommen. Die Kopffalte der Stratiomyden ist aber im Vergleich mit der der Musciden und Syrphiden viel schwächer entwickelt, denn während bei Musciden aus derselben die Augen-, Rüssel-, Stirn- und Antennenanlagen, bei Syrphiden die Antennen- und Augenscheiben hervorgehen, kommen in der Kopffalte der Stratiomyden nur die Augenanlagen und die sie begrenzende Hypodermis zur Entwickelung; dagegen werden die Imaginalscheiben des Rüssels und der Antennen aus besonderen, außerhalb der Kopffalte liegenden Anlagen gebildet.

Die Kopffalte der Musciden („Hirnanhänge“ nach WEISMANN) und der Syrphiden („Frontalsack“ nach WAHL) münden in den sogenannten Schlundkopf, welcher, wie schon erwähnt, durch den vorderen, nach innen eingestülpten Teil des Kopfes gebildet wird. Ueber den morphologischen Wert der Kopffalte herrscht noch große Unklarheit in der Literatur; man nimmt aber allgemein an, daß der Frontalsack oder die Hirnanhänge als Divertikel des Schlundkopfes aufzufassen sind, daß sie also Teile der eingezogenen Kopfhypodermis darstellen.

Demgegenüber finden wir bei Stratiomyden, daß die Kopffalte mit der die Dorsalplatte umgebenden Hypodermistasche zusammenhängt (Textfig. 1 *kf*) und aus deren ventralen Wand ihren

Ursprung nimmt. Dieser Umstand kann uns aber nicht wundernehmen, wenn wir uns daran erinnern, daß, wie in der Einleitung schon auseinandergesetzt, die Dorsalplatte, resp. die sie ventral bekleidende Hypodermis, die direkte Fortsetzung des Kopfchitins resp. der Kopfhypodermis darstellt, welche infolge der Einziehung des Kopfes in das 1. Segment zu liegen kommt. Die Kopffalte der Stratiomyden geht also, wie auch bei allen anderen Dipteren, aus der dorsalen Kopfhypodermis hervor, nur ist sie hier weit nach hinten verschoben, während sie bei Musciden ganz vorne, nahe dem Mundeingange, auftritt.

Eine andere Frage ist es, ob wir die Kopffalte der Stratiomyden mit der der Musciden direkt vergleichen können, ob wir in derselben einen nach innen eingesenkten Teil der Kopfhypodermis vor uns haben (in diesem Falle würde sie mit den Hirnanhängen der Musciden identisch sein), oder ob sie nicht vielleicht als ein selbständiges, durch Wucherung der Hypodermis sekundär entstandenes Gebilde aufzufassen ist. Da nun über diese Frage durch rein morphologisches Vergleichen keine Aufklärung erbracht werden kann, so ließe sich dieselbe nur dann entscheiden, wenn man die Bildung der Kopffalte Schritt für Schritt verfolgen könnte. Indem aber dieselbe schon während des Embryonallebens gebildet wird, ist diese Frage hier nicht zu beantworten, da die Untersuchung der embryonalen Entwickelung außerhalb des Rahmens dieser Arbeit liegt.



Textfig. 2. Ein schräger Querschnitt durch das 1. und 2. Segment einer jungen Larve. Obj. 8, Ok. 6. *aan* Augenanlage, *ah* Augenhöhle, *dp* Dorsalplatte, *hkm* hintere Kaumuskeln, *hyp* Hypodermis, *N.op* Nervus opticus, *sr* Speiseröhre.

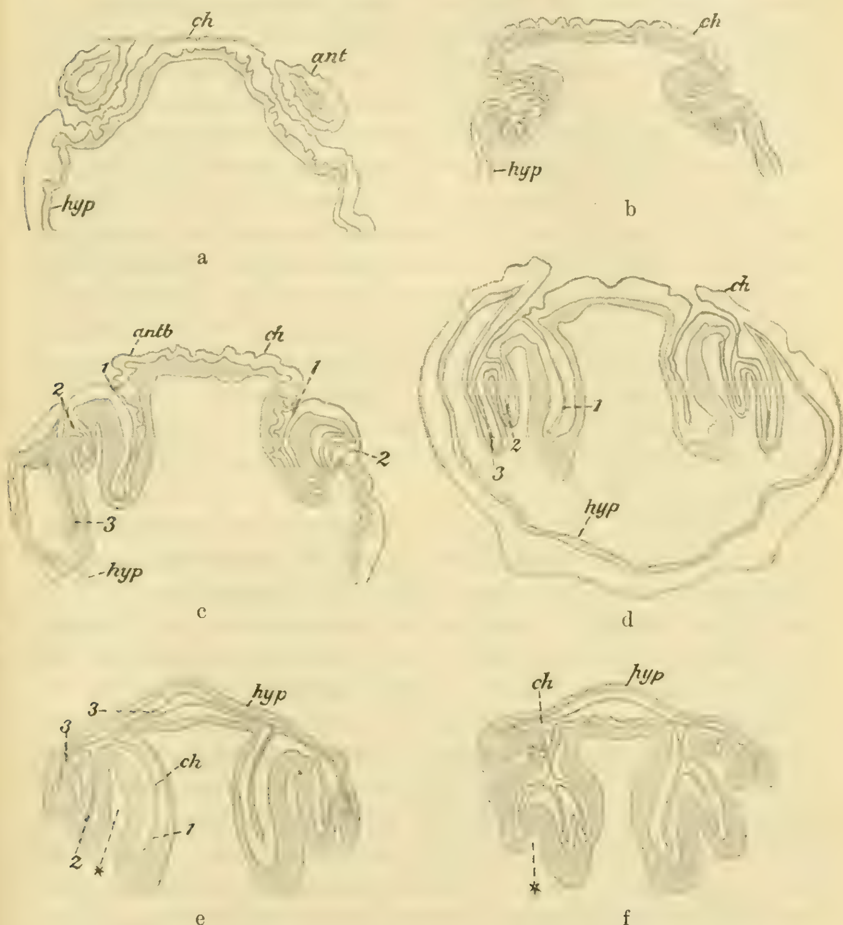
Die Kopffalte der Stratiomyden ist schon in den jüngsten Larven als ein taschenförmiges Gebilde zu erkennen, welches im 1. Segment vom hinteren Ende der Dorsalplattenhypodermis ausgeht und sich bis zu dem in der hinteren Hälfte des 2. Segmentes liegenden Gehirn erstreckt (Textfig. 1). Den Verlauf der Kopffalte kann man sehr schön an einem in Textfig. 2 dargestellten Schrägschnitte verfolgen. Er ist einer jungen Larve entnommen,

bei der die Thoracalanlagen noch auf ihrem ersten, der Fig. 1 entsprechenden Entwicklungsstadium sich befinden. Wir sehen die quergebogene Dorsalplatte *(dp)*, deren Hypodermis *(hyp)* infolge der Schrumpfung sich weit von ihr abgehoben hat. Da der Schnitt am hinteren Ende der Dorsalplatte, an der Ansatzstelle der mächtigen Kaumuskeln *(hkm)* getroffen ist, so ist an der ventralen Fläche der Dorsalplatte die Hypodermis nicht zu sehen. Sie tritt dagegen medialwärts in der von Kaumuskeln freien Partie der Dorsalplatte auf und geht von hier aus in die Bildung der Kopffalte über. An dieser unterscheiden wir einen unpaaren, einschichtigen Anfangsteil, der kaudalwärts in zwei, in ihren vorderen Partien ebenfalls einschichtige Säckchen ausläuft, die wir als „Augenhöhlen" bezeichnen wollen *(ah)*. Letztere gehen an ihren hinteren blindgeschlossenen Enden in je eine mehrschichtige Zellage über *(aan)*, die die eigentlichen Augenanlagen darstellt, und mit je einem kurzen Stiel — dem Nervus opticus — mit der vorderen Partie des Gehirns in Verbindung steht. Den Bau und die Gestalt der Augenanlagen sieht man am besten an den Frontalschnitten, von denen ich einen in der Fig. 11 wiedergebe. Der Schnitt, der einer nur wenig älteren Larve entnommen ist, zeigt, daß die Augenanlage einen stark verdickten Basalteil besitzt *(aan)*, der in eine einschichtige Hüllmembran übergeht. Der Basalteil enthält zahlreiche kleine Kerne, zwischen denen Zellgrenzen nicht zu sehen sind. Der enge, zwischen der Hüllmembran und Augenanlage liegende Spalt *(ah)* geht nach vorn hin in den einheitlichen Raum der dorsalen Partie der Kopfhaut über.

Beim fortschreitenden Wachstum nehmen die Augenanlagen allmählich in ihrem Umfange zu und werden scheibenförmig. Indem sie sich über die vordere Seite der Hemisphären erstrecken, nehmen sie die schon von Weismann bei Musca beschriebene Pilzhutform an. Dieses Entwicklungsstadium zeigt uns die Textfig. 1, wo die Augenanlagen dem Gehirn dicht anliegen. In dieser Form findet man die Augenscheiben in erwachsenen Larven und bis zur Verpuppung zeigen sie außer der Größenzunahme keine wesentlichen Veränderungen. In Fig. 12 sehen wir die Augenanlage einer erwachsenen Larve im Querschnitt, in welchem die linke Augenanlage peripher, die rechte dagegen etwas schräg getroffen, so daß in letzterer der Nervus opticus auch zu sehen ist. Auf die inneren histologischen Differenzierungsprozesse, die dabei stattfinden, gehe ich nicht ein, denn sie sind schon von anderen Autoren beschrieben worden.

Bei der Verpuppung kommt es zu bedeutenden Lageverschiebungen und Umgestaltungen, wodurch sehr komplizierte und zum Teil schwer verständliche Verhältnisse geschaffen werden, die alle zu erklären ich nicht imstande bin. Wie in der Einleitung schon erwähnt, tritt die Dorsalplatte bei der Verpuppung aus der sie umgebenden Hypodermistasche heraus, was infolge der Verkürzung des Larvenkörpers zustande kommt. Wie nun die dabei freiwerdende Hypodermistasche sich verhält, konnte ich ausführlich nicht verfolgen. Man findet nämlich in jungen Puppen an Stelle der Hypodermistasche und der in ihr Lumen durch eine enge Spalte mündenden Kopffalte, also anstatt der zwei miteinander nur durch diese Spalte kommunizierenden Hohlräume einen einheitlichen Sack, welcher vorn dorsal zwischen dem Kopf und dem 1. Thoraxsegment mit einer der Mündung der Hypodermistasche genau entsprechenden Querfalte anfängt und hinten bis zum Gehirn reicht. Nach diesem Umstand muß man annehmen, daß die beiden Hohlräume durch die Ausgleichung der sie trennenden Hypodermisfalten miteinander verschmolzen sind. Eine andere Frage ist es, ob der auf diese Weise entstandene einheitliche Hohlraum in seiner ganzen Ausdehnung erhalten bleibt, oder ob nicht sein vorderer Teil, der der Hypodermistasche entspricht, bei der starken Verkürzung des Körpers ganz oder teilweise auf die Außenfläche gezogen wird, indem er in die Hypodermis des Kopfes und des 1. Segments übergeht. Meiner Ansicht nach findet das letztere statt, was aus der geringen Ausdehnung der Kopffalte in der Puppe zu erschließen ist; andererseits findet man, daß das Gehirn aus der hinteren Hälfte des 2. Segments, wo es sich bei Larven findet, in jungen Puppen in die vordere Hälfte desselben Segments verlagert ist, was mit der entsprechenden Verlagerung der Augenscheiben Hand in Hand geht. Nun treten im Bereiche der Kopffalte weitere Komplikationen auf, indem ihre ventrale Wand unter starker Vermehrung ihrer Zellen mehrschichtig wird und sich in mehrere Falten legt. Die Falten fangen hinten an den Augenscheiben an und laufen von da nach vorn aus dem Sack auf die dorsale Kopfhypodermis hinaus, die mit der ventralen Wand der Kopffalte in kontinuierlichem Zusammenhange steht. Infolge dieser Faltenbildung entstehen an der dorsalen Fläche des Kopfes tiefe Furchen, die bis zur Antennenbasis reichen. Zur Erläuterung dieser Verhältnisse mögen die untenstehenden halbschematischen Textfig. 3a—f dienen, die einige Querschnitte durch das Vorderende einer jungen Puppe darstellen. Die in der ersten

Fig. a noch freistehenden Antennen *(ant)*, sind in der Fig. b an ihrer Ansatzstelle getroffen und zeigen unter ihrer Basis je eine kleine Einstülpung, die in Fig. c zu einer tiefen Furche (*1*) wird.



Textfig. 3. Halbschematische Querschnitte durch den Mesothorax einer jungen Puppe. In den Fig. e und f ist das äußere Körperchitin nicht mitgezeichnet. *antb* Antennenbasis, *ant* Antenne, *ch* Chitin, *1*, *2* und *3* erste, zweite und dritte Längsfurche, *hyp* Hypodermis, * Ausstülpung der ventralen Kopffaltenwand.

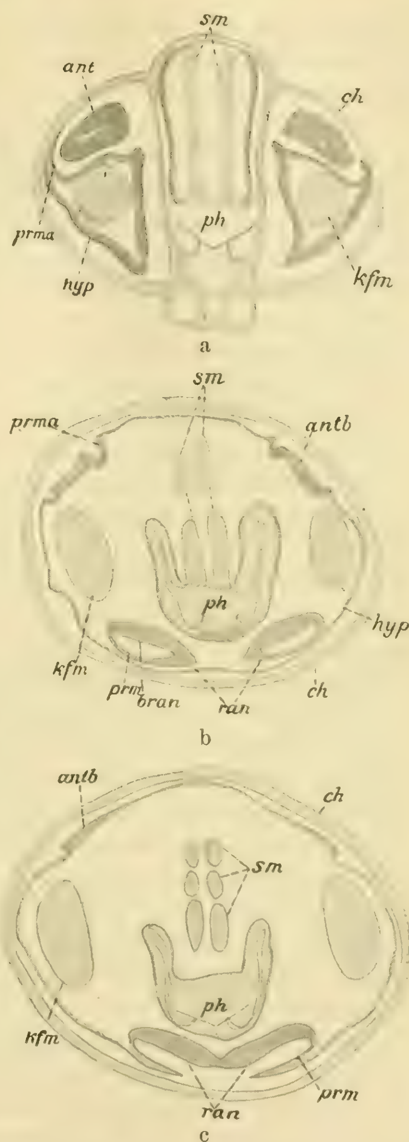
Lateral von dieser sehen wir in Fig. c den Anfang einer zweiten Furche (*2*) welche, wie die nächstfolgende Figur zeigt, nicht so tief ist wie die erste. Was dagegen die dritte Furche (*3*) betrifft, so ist sie den beiden ersten nicht gleichwertig, weil sie nicht

durch Faltung entsteht; sie entspricht vielmehr dem lateralen Teil der Hypodermistasche oder eventuell der an Stelle der Hypodermistasche tretenden Kopffalte, die in dieser Figur infolge des schrägen Verlaufes des Schnittes noch nicht ganz geschlossen ist. Deutlicher tritt sie im nächsten Schnitt (Fig. e), welcher schon dem 1. Segment angehört, auf. Von hieraus wird die, die beiden ersten Furchen voneinander trennende Ausstülpung (*) immer kleiner und schwindet schließlich ganz, so daß die Doppelfurchen verstreichen. Aus dem Vergleich der Fig. 3e und f mit den vorhergehenden wird es klar, daß die beiden Furchen auf der dorsalen Fläche des Kopfes die direkte Fortsetzung der Augenhöhlen darstellen, welche durch eine Ausstülpung ihrer ventralen Wand in zwei enge Spalten geteilt werden. Wie die Ausstülpung selbst, so bestehen auch die seitlichen Wandungen der Augenhöhlen aus einem mehrschichtigen, die dorsale Wand der Kopffalte dagegen aus einem äußerst dünnen einschichtigen Epithel. Das weitere Verhalten dieser Falten, sowie das allmähliche Ausgleichen der Kopffalte habe ich infolge des Mangels an Material nicht verfolgen können.

Antennen. Einfachere und von denen der anderen Brachyceren abweichende Verhältnisse zeigen die Antennenanlagen der Stratiomyden bezüglich ihrer Lage und Entstehung. Wie ich oben schon bemerkte, entstehen die Antennen bei den Syrphiden und Musciden in der Kopffalte und machen eben daselbst ihre weitere Entwickelung durch. Dementsprechend habe ich im Anfange meiner Untersuchungen an der Stratiomyslarve die Antennenanlage im Bereiche der Kopffalte gesucht und habe eine Zeitlang die obenbeschriebene Ausstülpung der ventralen Kopffaltenwand, da sie eine große Aehnlichkeit mit der Antennenanlage der Ameise aufweist, für diese gehalten. Indessen konnte ich mich bald von der Unrichtigkeit meiner Annahme überzeugen, indem ich fand, daß diese Ausstülpung nur in der Puppe auftritt und sogar in ganz alten Larven fehlt, während die Antennenanlage für gewöhnlich schon in ersten Larvenstadien zu erscheinen pflegt. Bei den weiteren Untersuchungen fand ich in einer Serie durch die vordere Partie der Kieferkapsel einer älteren Larve zwei Imaginalanlagen. Indem ich sie durch jüngere Stadien zurückverfolgte, fand ich sie auch in allerjüngsten Larven als einfache, etwas eingesenkte Hypodermisverdickungen, die sich bald als Antennenanlagen erwiesen. Im Gegensatze zu den Thoracalscheiben entstehen die Antennen im Grunde einer hypodermalen, schräg nach

hinten gerichteten Einsenkung (Peripodalraum), also ähnlich wie die Extremitäten von Corethra. Indem die basale Partie der Einsenkung ihre Zellen stark vermehrt, stülpt sie sich vor. Diese Ausstülpung ist die eigentliche Antennenanlage. In den beistehenden, halbschematischen Querschnitten (Textfigur 4) sehen wir die Antennenanlage einer erwachsenen Larve. Die Textfig. 4a zeigt uns den freien Teil der Antennen *(ant)* und die sie umgebende Peripodalmembran *(prma)*, welche hier infolge des starken Zusammenschrumpfens nicht deutlich auftritt. In den folgenden beiden Textfig. 4 b u. c sehen wir die Ansatzstelle der Antennen *(antb)*.

Rüsselanlage. Ebenso einfache und leichtverständliche Verhältnisse bietet uns die Rüsselanlage. Dieselbe ist in Textfig. 4b zu sehen. Sie stellt zwei ziemlich lange, englumige Säckchen dar *(ran)*, an denen man einen starkverdickten Basalteil *(bran)* und eine einschichtige Peripodalmembran *(prm)* unterscheiden kann. Die beiden Säckchen liegen in der hinteren Partie der Kieferkapsel unter dem Pharynx *(ph)* und verlaufen schräg von hinten nach vorn.



Textfig. 4. 3 Querschnitte durch den Kopf einer erwachsenen Odontomyialarve (halbschematisch). Ok. 4, Obj. 16, *ant* Antenne, *antb* Antennenbasis, *ch* Chitin, *ran* Basis der Rüsselanlage, *hyp* Hypodermis, *kfm* Kiefermuskel, *prm* Peripodalmembran der Rüsselanlage, *prma* Peripodalmembran der Antenne, *ran* Rüsselanlage. *ph* Pharynx, *sm* Saugmuskeln.

Sie entstehen als eine paarige Einstülpung der Kopfhypodermis und münden hinten mit einer gemeinsamen breiten Oeffnung (Textfigur 4 c) nach außen.

5. Die Metamorphose der Thoracalmuskeln.

Die Frage nach der Metamorphose der Muskeln gehört bekanntlich zu den schwierigsten Punkten der postembryonalen Entwickelung der Insekten und hat bis jetzt noch keine befriedigende Lösung gefunden. Wenn auch viele Forscher sich mit dieser Frage beschäftigt und die Vorgänge bei den einzelnen Vertretern der Insekten untersucht haben, so gehen doch die Ergebnisse, zu denen sie gekommen sind, weit auseinander und zeigen große Unterschiede nicht nur in bezug auf einzelne Insektengattungen, sondern sogar auch für eine und dieselbe Art.

Weismann ist bekanntlich der erste gewesen, welcher das genannte Thema in Angriff nahm und die ersten eingehenden, für alle späteren Forschungen grundlegenden Untersuchungen machte. In seiner 1864 erschienenen Abhandlung über Musca zeigte er, daß, wie die meisten Larvalorgane, auch die Muskeln der Fliegenlarve einer Metamorphose, d. h. einem Zerstörungs- und einem Neubildungsprozeß, unterliegen. 2 Jahre später erschien eine andere Arbeit von ihm, die das gleiche Thema bei Corethra, dem Vertreter einer anderen großen Dipterengruppe, behandelte. Es war natürlich unmöglich, mit den damaligen, noch sehr schwach entwickelten technischen Hilfsmitteln die höchst komplizierten und zum Teil noch bis heute nicht aufgeklärten histologischen Vorgänge der Muskelmetamorphose in allen ihren Einzelheiten zu erkennen. Weismann hat aber einmal die Tatsache der Muskelmetamorphose festgestellt und damit, wie van Rees richtig bemerkt, „eine breite Basis geschaffen, auf welcher die späteren Forscher weiterbauen konnten". Während er die großen Schwierigkeiten, die die Untersuchung der Muskelmetamorphose bei Musca darbietet, mit den ihm zu Gebote stehenden technischen Hilfsmitteln nicht zu überwinden vermochte, konnte er bei Corethra, bei welcher die inneren Umwälzungen nicht so tiefgreifend wie bei Musca und die einzelnen Vorgänge der Beobachtung leichter zugänglich sind, den Gang der Muskelmetamorphose Schritt für Schritt verfolgen und in seinen Hauptzügen feststellen. Er zeigte, daß die Anlagen der imaginalen Brustmuskeln bereits in der Larve vorhanden und schon in ganz jungen Larven als feine blasse Fäden zu erkennen sind, die bis kurz nach der dritten Häutung fast un-

verändert bleiben. Man unterscheidet zwei Hauptzüge solcher Anlagen: dorsoventrale und transversale. WEISMANN beschreibt zunächst die Entwickelung der letzteren. Es sind jederseits zwei Anlagen, von denen die der Medianebene am nächsten gelegene bald sich in zwei spindelförmige Hälften spaltet. Ueber den histologischen Bau der Stränge in frühen Stadien ist wenig zu sagen, es lassen sich eine blasse Grundsubstanz und wenige kleine Kerne unterscheiden. Eine Zeitlang besteht die Entwickelung der Stränge in einem einfachen Wachstum; sie schwellen an, nähern sich der zylindrischen Form, während die Kerne ihrer Grundsubstanz an Zahl bedeutend zunehmen. Gegen Ende des Larvenlebens wuchern die Muskelanlagen so sehr, daß sie dicht aneinander rücken und dann bemerkt man an ihnen einen Spalt, welcher eine jede von ihnen der Länge nach in zwei ziemlich gleiche Hälften teilt: die Muskelanlagen vermehren sich durch Längsspaltung, wonach die Anordnung der Kerne zu Säulen und die Fibrillenbildung eintritt.

Auf diese Untersuchungen von WEISMANN folgte nun eine ganze Reihe ähnlicher Arbeiten von andern Autoren, die zeigten, daß auch bei anderen Insektenlarven sich, wenn nicht ganz gleiche, so doch ähnliche Vorgänge abspielen. Von diesen Autoren muß hier in erster Linie VAN REES genannt werden, welcher 1888 die Metamorphose der Muskeln bei Musca, unter Anwendung der modernen Schnitt- und Färbemethoden, eingehend untersuchte. Zwar haben schon vor ihm GANIN (1877), VIALLANES (1882) und KOWALEWSKY (1887) sich mit dieser Frage am gleichen Objekt und mittels des gleichen Verfahrens beschäftigt, sie kamen aber nur bezüglich der Zerstörung der Muskeln zu befriedigenden Resultaten, indem sie zeigten, daß sie durch Leukocyten (Phagocyten) herbeigeführt wird, welche WEISMANN schon 1864 unter dem Namen „Körnchenkugeln“ bei Musca beschrieben hatte. Was dagegen die Neubildung der Muskeln anbetrifft, so haben weder GANIN noch KOWALEWSKY diese Frage näher untersucht, sondern begnügten sich mit der allgemeinen Annahme, daß dieselben aus Mesoderm entstehen: GANIN sprach die Vermutung aus, daß die Muskeln aus dem Mesoderm der Imaginalscheiben entstehen, VIALLANES leitete sie aus den Produkten einer Sproßbildung der Fettzellen ab; KOWALEWSKY dagegen nahm an, daß die imaginalen Muskeln aus gewissen, anfänglich isolierten Mesodermzellen hervorgehen, die sich allmählich in Strängen anordnen und in dieser Weise die Anlage eines künftigen Muskels bilden.

Die Untersuchungen von van Rees, dessen Arbeit bald nach der Kowalewskys erschien, zeigten, daß bei Musciden die Sache sich keineswegs so einfach verhält, daß die Ansichten von Ganin und Kowalewsky nur teilweise richtig sind, und daß sie die Hauptsache des Problems gar nicht lösen, denn bei Musciden sind es „3 Paar Larvenmuskeln, welche durch eine besondere Umbildung zur Anlage der Imaginalmuskeln werden“. An der Rückenseite der Fliegenlarve, neben dem Rückengefäß, liegen beiderseits eine äußere und eine innere Gruppe von je 3 gestreckten Schrägmuskeln. Die 3 Paar Schrägmuskeln der äußeren Gruppe sind es nun, welche im 2. Thoraxsegment erhalten bleiben und zu den Flügelmuskeln werden. Während man bei einer ganz jungen Puppe an den Querschnitten durch diese Muskeln nichts entdecken kann, was sie von anderen Muskeln unterscheiden könnte, findet man bei einer Puppe mit ausgestülpten Extremitäten in der Gegend dieser Muskeln bedeutende Veränderungen: erstens sammelt sich mesodermales Gewebe in der Umgebung der Muskeln an, zweitens haben die Kerne der Muskeln nicht mehr ihre gewöhnliche oberflächliche Lage und linsenförmige Gestalt, sondern sie sind vollkommen sphärisch geworden und ins Innere der Muskelsubstanz eingedrungen. Auch scheint es, als ob das Myoplasma sich mit der kontraktilen Muskelsubstanz vermischt hat. In diesem Stadium ist die Verbindung der Muskeln mit der Hypodermis noch erhalten, in einer etwas älteren Puppe lösen sie sich aber vollständig von ihren früheren Sehnen ab und werden allseitig von Mesenchym umwachsen. Zu dieser Zeit ist bereits im Thorax die imaginale Hypodermis vorhanden. Nun drängt sich das Mesenchym ins Innere der Muskeln hinein und zerlegt jeden in mehrere Stränge; zugleich treten in ihnen neben den großen unverändert gebliebenen Muskelkernen auch kleinere Kerne auf, die wahrscheinlich durch Teilung der Muskelkerne entstanden sind; der Gedanke, daß sie eingewanderte Kerne der Mesenchymzellen seien, ist ausgeschlossen, denn sie bleiben immer durch eine, wenn auch schmale Brücke der Muskelsubstanz von der Oberfläche getrennt. Das nächste Stadium, welches van Rees beschreibt, gehörte einer viel älteren Puppe an, bei der „aus den vorher beschriebenen, durch mächtiges Mesenchym getrennten Plasmasträngen die eng aneinanderliegenden konstituierenden Teile der Flügelmuskeln entstanden sind“, indem die Muskelmasse dem Mesenchymgewebe gegenüber sich mächtig entwickelt hat. Letzteres findet sich teilweise wieder in dem feinen Ueberzug von platten

Zellen, welcher jeden der gesonderten aber eng zusammenliegenden Stränge umgibt. Was dagegen aus dem übrig gebliebenen Mesenchym geworden ist, ob es auch in den Bau des Myoplasmas übergegangen ist oder ob aus ihm andere Organe, wie z. B. Nerven und Tracheen, hervorgegangen sind, blieb VAN REES unklar.

Das sind, kurz zusammengefaßt, die Hauptergebnisse seiner Darstellung der Muskelmetamorphose. Wenn nun auch VAN REES den Gang der Metamorphose unvollständig erkannte und in seiner Darstellung viele Punkte, vor allem aber die Frage nach der Bedeutung und Rolle der Mesenchymzellen unerörtert ließ, so bleibt doch seine Bedeutung in der Erklärung der Muskelmetamorphose in einem wichtigen Punkte unverkennbar, indem er zeigte, daß gewisse larvale Muskeln sich umwandeln und in die Imago übergehen. Diese äußerst bedeutsame Tatsache zum ersten Mal hervorgehoben zu haben, bildet sein größtes Verdienst.

1892 untersuchte KOROTNEFF die Metamorphose von Tinea. Er zeigte, daß auch bei der Motte im Thorax einige Muskeln zugrunde gehen und nur die 3 Paar von VAN REES erwähnten Muskeln sich transformieren und in die definitiven Brustmuskeln der Motte übergehen. Die Umbildung geschieht in der Weise, daß die Kerne der betreffenden Muskeln sich hauptsächlich an einer Seite derselben stark vermehren, so daß schließlich „der in der Veränderung begriffene Muskel ein ganz besonderes Aussehen bekommt: er besteht aus einem faserigen und einem kernigen Teil, die einander parallel ziehen“. Anders gesagt, es bildet sich ein „Kernstrang“. Indem dieser sich allmählich von dem Muskel abtrennt, fängt er an Fibrillen zu produzieren. „Bei einer Tineapuppe, die bedeutend vorgerückt und braun geworden ist, findet man so schon keine Spur von Larvenmuskeln, die sich Schritt für Schritt verkleinert haben und endlich resorbiert worden sind; anstatt dessen trifft man an Querschnitten bedeutende, sich stark mit Hämatoxylin färbende Flecken, die einen Ausdruck der Kernstränge vorstellen, in denen sich die Muskelfibrillen schon angelegt haben.“ Ob diese sich mit Hämatoxylin stark färbenden Flecken wirklich als Kernstränge entstanden sind, bleibt vorläufig noch dahingestellt, da die ausführlichere Arbeit zu KOROTNEFFS vorläufiger Mitteilung nicht erschienen ist. Daß sie aber Muskelanlagen darstellen, unterliegt keinem Zweifel, da in neuester Zeit VON SCHUCKMANN (1909) diese Gebilde auch bei Vanessa urticae beobachtet und ihre weitere Entwicklung bis zum fertigen Muskel verfolgt hat.

Nach den Untersuchungen von RENGEL (1896) gleicht die

Metamorphose des Muskelsystems von Tenebrio molitor jener von Tinea.

Unsere Kenntnisse von der Metamorphose der Muskeln wurden bedeutend bereichert und vertieft durch die Untersuchungen von KARAWAIEW (1897) an Lasius, dem wir auch die erste befriedigende theoretische Erklärung der Muskelmetamorphose verdanken. KARAWAIEW nahm an, daß wir in den zur Umwandlung bestimmten Muskeln, oder Transformationsmuskeln, wie ich sie kurz nennen will, zwei Arten von Myoblasten auseinanderhalten müssen: larvale und imaginale. Die ersteren scheiden die larvale kontraktile Substanz aus und gehen bei der Metamorphose zugrunde; die zweiten bilden keine larvale Muskelsubstanz, dagegen vermehren sie sich stark bei der Metamorphose und liefern die imaginalen Myoblasten, die die imaginale Muskelsubstanz ausscheiden. Die Befunde, auf die sich diese Theorie gründet, sind kurz zusammengefaßt folgende. In den Muskelquerschnitten von einer eben eingesponnenen Lasiuslarve beobachtet man außer den großen Myoblasten auch mehrere kleine Zellen, die sich an der Peripherie der kontraktilen Substanz befinden. Bei der Metamorphose tritt eine rege Vermehrung dieser Zellen auf, sie häufen sich in der alten kontraktilen Substanz an, welche dabei allmählich resorbiert wird und den imaginalen Myoblasten als Ernährungsmaterial dient; ein Aufnehmen der Reste der kontraktilen Substanz in fester Form, nach Art der echten Phagocyten, findet aber nicht statt, sie wird chemisch in einen flüssigen Zustand übergeführt; die großen alten embryonalen Myoblasten gehen gänzlich zugrunde, wobei die Kerne den typischen Zustand der Chromatolyse durchlaufen; sie treten aus dem regenerierenden Muskel heraus, dabei auf verschiedenen Stufen der Degeneration stehend. Die alte kontraktile Substanz des Muskels wird endlich ganz verbraucht, wonach die Ausscheidung der neuen von den kleinen Zellen anfängt. Es fragt sich, woher stammen die kleinen Zellen? KARAWAIEW fand fast auf allen Schnitten, in nächster Umgebung der Muskelfasern im Blutplasma, eine große Anzahl kleiner, isolierter indifferenter Mesodermzellen, die hier und da den Muskelfasern dicht anliegen und annähernd von gleicher Größe wie die Mehrzahl der imaginalen Myoblasten sind. „Alle diese Umstände“, sagt KARAWAIEW, „rufen leicht die Vermutung hervor, daß es dieselben Zellen sind, daß die kleinen Zellen in den Muskelfasern von außen eingedrungene Mesodermzellen sind.“ Man sieht oft, „daß die kontraktile Substanz unter einigen kleinen Zellen lange Spalten bildet, also mehr

oder weniger zerstört wird. Bei Betrachtung solcher Bilder scheint uns die Vermutung gerechtfertigt, daß es, kurz gesagt, Phagocyten sind". Wie wir aber eben sahen, dienen die kleinen Zellen als Ausgangspunkt für die Regeneration der kontraktilen Substanz. „Dieser Umstand", sagt Karawaiew, „macht unsere erste Vermutung über die Herkunft der kleinen Zellen vom theoretischen Standpunkte etwas unwahrscheinlich." Kann also auf diesem Wege der Ursprung der kleinen Zellen nicht erklärt werden, so bleibt nur noch anzunehmen, daß sie aus der Teilung der larvalen Myoblasten hervorgegangen sind. Teilungsfiguren hat Karawaiew allerdings nicht beobachtet; seine Annahme aber, wie wir später sehen werden, ist ganz richtig und gilt auch für Stratiomyden.

Von den neueren Angaben über die Muskelmetamorphose wollen wir noch die Angaben von Pérez ausführlich besprechen; dagegen können wir hier die erwähnte große Dipterenarbeit von Vaney nur kurz berühren, da nach seinen Angaben die von ihm untersuchten Larven von Simulia, Chironomus, Gastrophilus und anderen Dipteren eine einfache Muskelmetamorphose besitzen, indem nämlich die Thoracalmuskeln sich aus dem Mesenchym der Imaginalscheiben entwickeln. Diese liefern die Myocyten, die sich durch direkte Teilung vermehren und auf ihrer Peripherie das Myoplasma ausscheiden. Eine Umwandlung der Larvalmuskeln in imaginale kommt dagegen bei keiner von diesen Larven vor.

Die Untersuchungen von Pérez (1907) beziehen sich auf Musca und geben eine kurze Beschreibung der Histogenese der Flügelmuskeln. Ehe ich aber zur Darstellung seiner Angaben übergehe, muß ich bemerken, daß ich dieselben seiner kurzen vorläufigen Mitteilung entnehme, da die ausführlichere Arbeit, meines Wissens, bis jetzt nicht erschienen ist. Seine Arbeit scheint mir von Wichtigkeit zu sein, indem sie uns die Rolle der Mesodermzellen, die van Rees unklar blieb, erläutert. Pérez bestätigt die Angabe von van Rees, daß es bei Musca drei Paar Muskeln gibt, die sich umwandeln und in die Imago übergehen. Ihre Kerne und Plasma spielen aber beim endgültigen Bau der Muskeln nur eine geringe Rolle, die Hauptrolle dagegen gehört den imaginalen Myoblasten, die von einem in der Nähe des Flügelursprunges liegenden Mesodermhaufen ihren Ursprung nehmen. Im Beginn der Verpuppung vermehren sich die Myoblasten und umgeben die drei Paar erwähnten Muskeln, um welche sie dichte Scheiden bilden. Die Muskeln verlieren von vorn nach hinten fortschreitend ihre fibrilläre Struktur und Querstreifung und verwandeln sich in homogene

Plasmamassen. Durch Eindringen der Myoblasten werden sie in eine bestimmte Zahl von longitudinalen Strängen zerlegt. Die weitere Entwicklung besteht darin, daß die Myoblasten den Plasmasträngen einverleibt werden, d. h. sie verschmelzen allmählich mit diesen und verlieren auf diese Weise ihre celluläre Individualität. Dadurch werden die Plasmastränge zu großen Syncytien, die in ihrem Inneren zwei verschiedene Arten von Kernen führen: erstens einverleibte Mesodermkerne, die direkte Teilungen in Rosenkranzform durchmachen und sich zu Längsreihen anordnen; zweitens große Muskelkerne, die durch multiple Teilung Haufen von kleinen, den ersteren ähnlichen Kernen liefern. Hierdurch wird das Zeichen für den zweifachen Ursprung der Kerne verwischt. Danach folgt die Anordnung der Kerne zu Kernsäulen und die Ausscheidung der kontraktilen Substanz.

Die Arbeiten von Berlese waren mir unzugänglich.

Aus dem obigen geschichtlichen Ueberblick, welcher keineswegs vollständig ist und nur die wichtigsten diesbezüglichen Arbeiten behandelt, ersieht man, wie weit die Ansichten über die Muskelbildung auseinandergehen. Es sind nur wenige allgemeine Punkte, in welchen die Angaben der meisten Autoren übereinstimmen. Ich will sie im folgenden kurz hervorheben:

1) Es gibt gewisse Larvalmuskeln, die sich umwandeln und in die Imago übergehen;

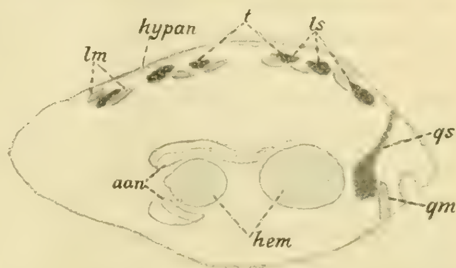
2) im Inneren dieser Muskeln (Transformationsmuskeln) macht sich eine rege Teilung der Kerne bemerkbar;

3) um die Transformationsmuskeln sammeln sich Mesoderm- resp. Mesenchymzellen, die eine dichte Scheide um sie bilden.

Bezüglich der Ausscheidung der imaginalen Muskelsubstanz herrschen verschiedene Ansichten: nach van Rees wird sie von der „Plasmamasse", nach Korotneff von dem „Kernstrang", nach Karawaiew von den „imaginalen Myoblasten" gebildet; diese drei Ansichten lassen sich insofern miteinander vereinigen, als sie alle die Elemente, die das Myoplasma ausscheiden, aus den Transformationsmuskeln ableiten. Dem steht die Ansicht von Perez gegenüber, nach der bei der Neubildung der Muskelsubstanz die Hauptrolle die Mesodermzellen spielen. Mit diesem Resumé beende ich meine historische Einleitung und gehe zu der Darstellung eigener Beobachtungen an der Muskelmetamorphose von Stratiomyden über.

Im Gegensatze zu den Musciden, bei welchen die Umbildung der Muskeln ausschließlich während der Nymphose stattfindet,

treten bei Stratiomyden bereits im Larvenleben in gewissen Muskeln Neubildungen auf, die das Aussehen derselben stark verändern und sie leicht als imaginale Anlagen erkennen lassen. Betrachtet man einen Querschnitt durch das 2. Segment einer Larve aus dem Stadium nach der letzten Häutung, so findet man in der Gegend der dorsalen Muskulatur (Textfig. 5) kleine, mit Hämatoxylin sich tiefblau färbende Flecken *(ls)*, deren Gestalt bald oval, bald langgestreckt erscheint. Diese Flecken, die infolge ihrer Färbung unter den normalen Larvalmuskeln stark hervortreten, stellen Querschnitte von langen, ziemlich dicken Strängen dar, die parallel den Muskeln verlaufen. Wir können sie als Transversal- oder Längsstränge bezeichnen, im Gegensatze zu den dorsoventralen oder Quersträngen *(qs)*, die in der Gegend der lateralen Muskulatur auftreten; diese sind von gleichem Bau und gleicher Beschaffenheit wie die Transversalstränge und verlaufen parallel den lateralen Quermuskeln *(qm)*. Die Entstehungsweise und das weitere Schicksal der Stränge kann man am besten an den Transversalsträngen verfolgen und wir wollen uns zunächst einmal nur an ihre Entwickelung halten.



Textfig. 5. Ein Querschnitt durch den Mesothorax einer Odontomyialarve. Ok. 2, Obj. 16. *aan* Augenanlage, *hem* Gehirn, *hypan* Hypodermisanlage, *ls* Längsstrang, *qs* Querstrang, *lm* Längsmuskel, *qm* Quermuskel.

Untersucht man Querschnitte durch eine ganz junge Larve, so findet man in der dorsalen Muskelgegend von den Transversalsträngen noch nichts und an den Stellen, wo sie später auftreten, trifft man normale Larvalmuskeln, die von den nächstliegenden oder andern Muskeln sich nicht unterscheiden lassen. Dies kann nun von einer Larve nicht mehr behauptet werden, welche in der Entwicklung weiter fortgeschritten ist und bei welcher die Extremitätenanlagen schon nach außen ausgestülpt sind. Bei solchen Larven treten in der erwähnten Gegend in den Muskeln verschiedene Veränderungen auf, die uns einen Aufschluß über die Entstehungsweise der Transversalstränge geben. Es sind im wesentlichen zwei Punkte, die unsere Aufmerksamkeit erregen: erstens das Auftreten einer protoplasmatischen Masse mit vielen kleinen

Kernen in den Muskeln, die sich von den larvalen Muskelkernen scharf unterscheiden und zweitens, das allmähliche Verschwinden der kontraktilen Substanz, die von der Plasmamasse ersetzt wird. Zur Illustration dieser Vorgänge mögen die Figg. 13 bis 18 dienen, in welchen verschiedene Querschnitte durch die Transformationsmuskeln abgebildet sind. Um Irrtümer zu vermeiden, will ich gleich bemerken, daß diese Figuren nicht aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien eines und desselben Muskels darstellen, sondern ganz verschiedenen Muskeln resp. Muskelportionen entnommen sind. Betrachten wir zuerst einen Querschnitt durch einen normalen Larvalmuskel, welcher in Fig. 13 (Taf. 26) dargestellt ist. Die kontraktile Substanz *(lks)*, die hier schematisch gleichartig gehalten ist, ist auf der rechten Seite vom Sarcoplasma *(spl)* umhüllt, welches in seinem Inneren einen großen Kern *(lmk)* führt. Dieser hat meistens eine ovale Gestalt, kann aber auch rundlich oder dreieckig erscheinen, wie das in unserer Figur der Fall ist. Das Chromatin ist im Kern grobkörnig verteilt, einen Nucleolus habe ich nicht sehen können. Das Sarcolemm *(slm)* ist ziemlich dick und hebt sich wie hier so auch auf allen anderen Muskelquerschnitten von der kontraktilen Substanz deutlich ab. Untersucht man andere Muskeln, aus derselben Gegend, so beobachtet man neben solchen normalen auch andere Muskelquerschnitte, die in ihrem Aussehen von den ersteren stark abweichen und ein Bild darbieten, wie das uns die Figg. 14—18 (Taf. 26) repräsentieren. Auf der Fig. 14 sieht man außer der kontraktilen Muskelsubstanz noch einen schmalen Keil von fast homogener, mit Hämatoxylin sich blau färbender Plasmamasse *(plm)*, die einige kleine Kerne enthält *(imk)*. Eine kleine, dreieckige Plasmainsel mit einem Kern tritt auch in der anderen Hälfte auf der gleichen Seite des Muskels auf. In Fig. 15 nimmt die Plasmamasse fast die ganze obere Hälfte des Muskels ein; sie bildet eine kompakte Masse und führt in ihrem Inneren zahlreiche kleine Kerne, die meist ovaler Gestalt sind. Zellgrenzen sind nicht zu sehen, das ganze Gebilde scheint wie hier so auch auf allen anderen Querschnitten ein Syncytium darzustellen. In Fig. 16 nimmt die Plasmamasse den ganzen peripheren Teil des Muskels ein und bildet einen dicken, U-förmigen Mantel um die kontraktile Substanz *(lms)*, die hier nur noch auf der einen Seite mit dem Sarcolemm in Berührung steht. Vollständig von dieser getrennt ist sie in Fig. 17, wo sie einen Zentralstrang bildet, welcher ringsum von der Plasmamasse umhüllt ist. In der letzteren sieht man übrigens

einen großen larvalen Muskelkern, auf den wir noch zu sprechen kommen. Ein schönes Beispiel für die Erklärung der Rolle der Plasmamassen bietet uns auch die Fig. 18 (Taf. 26) dar: auf der rechten Seite derselben sehen wir die kontraktile Substanz noch ziemlich gut erhalten, auf der anderen Seite dagegen erscheint sie durch dünne Plasmabrücken *(pls)* in einzelne Stränge aufgeteilt. Es fragt sich nun, woher stammen diese Plasmamassen und ihre Kerne und welches ist ihre Rolle?

Ehe ich zur Beantwortung dieser Frage übergehe, will ich bemerken, daß wir die Plasmamasse mit ihren Kernen mit der Gesamtmasse der kleinen Zellen vergleichen können, welche Karawaiew bei den Ameisen in den Transformationsmuskeln beobachtete und die er als imaginale Myoblasten bezeichnete. Der Umstand, daß die letzteren voneinander durch deutliche Zellgrenzen getrennt bleiben, während sie bei Stratiomyden ein großes Syncytium bilden, ist von untergeordneter Bedeutung und stellt keinen prinzipiellen Unterschied dar. Ob nun die imaginalen Myoblasten aus Mesodermzellen, die Karawaiew in der nächsten Umgebung der Transformationsmuskeln fand, oder ob sie aus larvalen Myoblasten herzuleiten sind, konnte er mit dem ihm zu Gebote stehenden Material mit Sicherheit nicht entscheiden. Wie aber schon gesagt, neigte er mehr zu der letzteren Annahme, die ich nun durch meine eigenen Beobachtungen zu bestätigen vermag. Dieses ist um so leichter, als ich in der Nähe der Transformationsmuskeln außer den gewöhnlichen Fettzellen keine fremden Elemente, vor allem aber keine indifferenten Mesodermzellen gefunden habe, deren Anwesenheit uns die Veranlassung geben könnte, anzunehmen, daß die kleinen Kerne in den betreffenden Muskeln mit den Kernen eingedrungener Mesodermzellen identisch sind. Solche Bilder wie die Karawaiewschen Figuren 49, 50 u. 51, in welchen die Mesodermzellen den Transformationsmuskeln dicht anliegen, habe ich bei Stratiomyden nicht beobachtet; die Mesodermzellen fehlen überhaupt im betreffenden Stadium in der Nähe der Muskeln so gut wie vollständig und wie wir noch sehen werden, treten sie auch in späteren Stadien nicht auf. Aus diesem Grunde sind wir berechtigt, mit voller Sicherheit zu behaupten, daß die kleinen Kerne keine von außen eingedrungenen Elemente sind. Wenn nun auf diesem Wege ihr Ursprung nicht erklärt werden kann, so bleibt uns nur noch eine Annahme übrig, daß sie nämlich im Inneren des Muskels selbst entstanden und aus seinen Elementen herzuleiten sind. Diese Elemente können natür-

lich nur die Muskelkerne sein, die also durch vielfache Teilung in zahlreiche kleine Kerne zerfallen. Teilungsfiguren habe ich leider in meinen beiden diesbezüglichen Serien nicht finden können; ich zweifle aber nicht daran, daß dieser Umstand nur der ungenügenden Zahl der Serien zuzuschreiben ist, die ich von diesem Stadium untersuchen konnte, dagegen kann er an der Richtigkeit unseres Befundes nichts ändern. Ich will noch daran erinnern, daß auch andere Forscher, wie z. B. van Rees und Pérez, bezüglich dieser Frage zum gleichen Resultate gekommen sind, indem sie die kleinen Kerne als Teilungsprodukte der großen Kerne erklärten. Zwar treten die kleinen Kerne bei Musca in einer viel späteren Periode auf, wenn die Muskeln schon von den Mesodermzellen umgeben sind; die zeitlichen Differenzen können aber hierbei nicht in Betracht kommen, denn während die Umwandlung der Muskeln bei Stratiomyden, wie bereits erwähnt, schon in der Larve anfängt und langsam vor sich geht, geschieht dies bei Musca ausschließlich während der Nymphose in einem verhältnismäßig kurzen Zeitraum. Deshalb nimmt sie hier einen viel rascheren Verlauf, und die einzelnen Erscheinungen treten in einer viel gedrängteren Reihenfolge auf.

Wie bei Musca, unterliegen auch bei Stratiomyden alle Kerne der Transformationsmuskeln dem Teilungsprozeß. Zwar findet man bei den letzteren in den noch nicht vollständig umgebildeten Muskeln große ungeteilte Muskelkerne, von welchen wir einen in Fig. 17 *(lmk)* sehen. Da sie aber in etwas älteren Stadien vollständig verschwinden und die Querschnitte von umgewandelten Muskeln nur noch kleine Kerne aufweisen, so muß man annehmen, daß sie sich später noch geteilt haben. Nun haben wir gesehen, daß bei den Ameisen gewisse Kerne der Transformationsmuskeln, „auf den verschiedenen Stufen der Degeneration stehend“, ungeteilt aus den Muskeln heraustreten. Es kann nun die Frage aufgeworfen werden, ob wir in Fig. 17 nicht einen vor der Degeneration stehenden Kern vor uns haben? Diese Frage muß verneint werden, denn wenn auch bei Stratiomyden in den Transformationsmuskeln Kerndegenerationen auftreten, so ist diese Erscheinung nur an den kleinen Kernen zu beobachten, eine Degeneration in toto findet dagegen hier nicht statt. Demnach ist der große Kern in unserer Figur nichts anderes als ein normaler Muskelkern, welcher sich vor der Teilung befindet. Für das letztere spricht übrigens auch der Umstand, daß der Kern von der Peripherie in das Innere des Muskels hineingewandert ist, ein

Verhalten, welches schon van Rees für die sich zur Teilung anschickenden Muskelkerne beschrieben hat.

Verfolgen wir das weitere Schicksal der Transformationsmuskeln, so stellen sie in einem etwas älteren Stadium ein Bild dar, welches uns die Fig. 21 (Taf. 26) zeigt. Von der kontraktilen Substanz sieht man auf diesem Muskelquerschnitte nichts mehr, sie ist vollständig verschwunden, an ihre Stelle ist die Plasmamasse getreten, die zahlreiche kleine Kerne in sich beherbergt. Das Sarcolemm hebt sich nicht mehr deutlich von der Plasmamasse in dieser Figur ab, doch habe ich es in einigen anderen Querschnitten vom gleichen Entwickelungsstadium noch beobachten können. Im oberen Teile der Figur treten unter den vielen kleinen Kernen *(imk)*, die auch in späteren Stadien zu sehen sind, einige ebenso kleine Kerne auf, die aber von den ersteren in ihrem Aussehen stark abweichen, indem sie einen ausgesprochenen Degenerationszustand zeigen *(dk)*. Ihr Chromatin erscheint bis auf einen kleinen, zentralwärts liegenden und ganz dunkel gefärbten Rest rückgebildet zu sein. Um diesen Rest findet sich eine helle Flüssigkeitszone, die sich von der umgebenden Protoplasmamasse scharf abgrenzt. Solche degenerierende Kerne fand ich auf allen umgewandelten Muskelquerschnitten, wo sie in großer oder kleiner Zahl auftreten. Neben diesen habe ich oft auf denselben Querschnitten bei den stärkeren Vergrößerungen sehr kleine tropfenartige helle Bläschen beobachtet, die vielfach eine gruppenweise oder rosenkranzförmige Anordnung zeigen. Ob diese Bläschen als letzte Reste der degenerierenden Kerne zu betrachten sind, muß einer näheren Untersuchung vorbehalten bleiben.

In einem etwas älteren Stadium als das in Fig. 21 dargestellte ist von den Degenerationskernen nichts mehr zu finden.

Wenn wir das oben Gesagte kurz zusammenfassen, so kommen wir zum Resultate, daß in umgewandelten Muskeln zwei Arten von gleichgroßen Kernen auseinanderzuhalten sind: erstens solche, die auch in späteren Stadien erhalten bleiben und die, wie wir noch sehen werden, bei der Neubildung der kontraktilen Substanz eine wichtige Rolle spielen; diese kann man als imaginale Myoblastenkerne bezeichnen; zweitens solche, die degenerieren und allmählich verschwinden. Es fragt sich, wie können wir uns dieses verschiedenartige Verhalten der kleinen Kerne, die alle aus großen Muskelkernen hervorgehen, erklären?

Bei der Beantwortung dieser Frage kommen zwei Möglich-

keiten in Betracht, auf deren Feststellung wir uns beschränken müssen: 1) da die Menge der ihrem Ursprunge nach gleichwertigen Kerne viel größer ist, als es für ihre Rolle bei der Neubildung der Muskelsubstanz notwendig ist, so geht ein Teil von ihnen zugrunde; 2) das verschiedenartige Verhalten der kleinen Kerne ist ein Ausdruck ihres verschiedenen Ursprunges: in den zur Umbildung bestimmten Muskeln sind zwei Arten von Myoblasten zu unterscheiden: erstens „larvale", die die larvale Muskelsubstanz ausscheiden, und zweitens „imaginale", die keine Muskelsubstanz bilden und während des Larvenlebens indifferent bleiben (Karawaiew). Bei der Metamorphose zerfallen beide Myoblastenarten resp. ihre Kerne durch vielfache Teilung in zahlreiche kleine Kerne; während aber die Teilprodukte der letzteren erhalten bleiben und der Neubildung der Muskelsubstanz als Ausgangspunkt dienen, gehen die Teilprodukte der ersteren zugrunde. So plausibel auch die zweite Ansicht vom theoretischen Standpunkte aus erscheint, so bieten doch die histologischen Verhältnisse am larvalen Muskel vor der Umwandlung keine Anhaltspunkte dafür, da alle larvalen Muskelkerne gleich aussehen.

Wir gehen jetzt zu der Frage nach der Bedeutung und Rolle der Plasmamasse und deren Kerne über. Aus der oben geschilderten Reihe von Figuren sahen wir, daß mit dem Auftreten der Plasmamasse die kontraktile Substanz allmählich verdrängt und zum Schwinden gebracht wird. Wir müssen nun feststellen, wie die Rückbildung derselben vor sich geht, ob sie, wie das Karawaiew annimmt, auf „natürlichem Wege", d. h. infolge der Erschöpfung der Lebenskräfte des betreffenden Muskels erfolgt oder ob sie vielmehr durch aktives Eingreifen der kleinen Myoblasten verursacht wird. Aus Karawaiews Darstellung konnte ich mit Deutlichkeit nicht entnehmen, worin eigentlich der natürliche Tod der Muskeln besteht; wie ich aber seine Darstellung verstanden habe, soll er sich darin äußern, daß die kontraktile Substanz in unregelmäßige, körnig-faserige Ballen zerfällt. Nun bestreitet aber Karawaiew andererseits auch nicht, daß die Myoblasten auf die Muskelsubstanz verändernd einwirken können, denn er sagt: „Obschon die alte kontraktile Substanz, wahrscheinlich infolge des Absterbens der larvalen Myoblasten, zugrunde geht, so wirken die imaginalen Myoblasten auf dieselbe doch verändernd, denn auf allen drei genannten Abbildungen (s. seine Fig. 57, 58, 59) sehen wir die Reste der kontraktilen Substanz in der nächsten Nachbarschaft der imaginalen Myoblasten viel stärker verändert, als in einiger Ent-

fernung von denselben; in der nächsten Nachbarschaft der imaginalen Myoblasten haben die Reste der kontraktilen Substanz einen homogenen, gelatinösen Zustand angenommen, wogegen sie etwas weiter von denselben unregelmäßige, körnige, faserige Ballen darstellen". Die verändernde Wirkung der Myoblasten kommt also nur insofern zur Geltung, als durch sie die mit den Myoblasten in Berührung stehenden Schichten der schon vorher abgestorbenen Muskelsubstanz in einen mehr flüssigen Zustand übergeführt werden, in dem sie dann von den Myoblasten resorbiert werden. Dieses gilt im allgemeinen auch für Stratiomyden, d. h. die Muskelsubstanz wird auch hier von Myoblasten verändert und resorbiert. Die Substanz aber, auf welcher die Myoblasten ihre Wirkung ausüben, ist bei Stratiomyden keine tote oder degenerierte; im Gegenteil, sie zeigt in den Transformationsmuskeln, soweit sie noch in diesen erhalten ist, keine Veränderungen und besitzt dieselbe Struktur wie bei gewöhnlichen normalen Larvalmuskeln. Von einem natürlichen Tode der Muskeln kann also hier nicht geredet werden, die Zerstörung derselben wird nur durch die Tätigkeit der Myoblasten herbeigeführt. Die Folgen dieser Tätigkeit treten bei Stratiomyden allerdings nicht so deutlich zutage wie bei den Ameisen, bei welchen, wie erwähnt, um die Myoblasten eine helle Zone von aufgelöster kontraktiler Substanz gebildet wird. Diese fehlt bei Stratiomyden, und das hat wohl seinen Grund in der viel geringeren Intensität des ganzen Prozesses.

Auf dem in Textfig. 5 dargestellten Querschnitte zeigen alle Transformationsmuskeln *(sl)*, mit Ausnahme des mit *t* bezeichneten Muskels, nichts mehr von der kontraktilen Substanz und treten uns in der Gestalt der bereits besprochenen Flecken entgegen. Ich will hier noch kurz bemerken, daß zwischen den Transformationsmuskeln dünne Stränge hinziehen, die wohl den von WEISMANN bei Corethra beschriebenen entsprechen. Da sie aber zu der hier behandelten Frage in keiner näheren Beziehung stehen, so gehe ich auch nicht weiter darauf ein.

Was die Zahl der Transformationsmuskeln betrifft, so beträgt sie, wie auch bei Musca, 3 Paar, die aber nach vorne hin in mehrere kleine Portionen auslaufen. Da nun jede Portion sich für sich transformiert, so sieht man an den Querschnitten durch die vordere Region des Mesothorax eine viel größere Zahl von Transformationsmuskeln, die aber weiter nach hinten sich zu den drei erwähnten Muskeln vereinigen.

Im Laufe der weiteren Entwickelung macht sich zuerst ein

erhebliches Dickenwachstum der Stränge bemerkbar; sie schwellen immer mehr an und erreichen schließlich so große Dimensionen, daß ihre Querschnitte diejenigen von Larvalmuskeln zwei- oder dreimal übertreffen. Das Sarcolemm der Muskeln ist nicht mehr zu sehen, wahrscheinlich ist es infolge des starken Wachstums des Muskels zerstört worden. Das Dickenwachstum geht natürlich unter Vermehrung der Kerne vor sich, die dicht zusammengedrängt die Hauptmasse der Stränge bilden und deren dunkle Färbung bedingen. Wir wollen nun in der weiteren Darstellung uns nur an die Entwickelung eines einzigen Muskels halten, und zwar an diejenige des in Textfig. 5 mit *t* bezeichneten Transformationsmuskels. Ein jüngeres Stadium desselben haben wir schon in dem in Fig. 18 (Taf. 26) abgebildeten Muskelquerschnitte kennen gelernt. Seine folgenden Stadien (Fig. 19 u. 20, Taf. 26) sind bei der gleichen Vergrößerung gezeichnet wie Fig. 18. Wir sehen, daß die kontraktile Substanz in Fig. 19 im Vergleich mit Fig. 18, wo sie noch die Hauptmasse bildet, hier bis auf einen kleinen Rest *(lsk)* am medialen Ende in allen Teilen des Muskels verschwunden ist. Dagegen hat die Zahl der Kerne sich stark vermehrt und der ganze Muskel ist etwas dicker geworden. Den kleinen Rest der Muskelsubstanz sehen wir noch im nächstfolgenden Stadium, welches schon einer jungen Puppe angehört. Diese Figur zeigt uns aber außer den viel größeren Dimensionen der imaginalen Myoblastenmasse noch eine wichtige Neubildung, die in Gestalt von drei wichtigen Flecken entgegentritt *(iks)*. Diese Flecken, die auch in anderen Strängen in größerer oder geringerer Zahl erscheinen und mit jedem Stadium immer größer werden, stellen nun nichts anderes als die imaginale kontraktile Muskelsubstanz dar. Wir haben also in unserer Figur einen Transformationsmuskel vor uns, in dessen Innerem die neue kontraktile Substanz schon in Bildung begriffen ist. Der Umstand, daß die kleinen Inselchen der imaginalen Muskelsubstanz in ihrer Umgebung außer der sie rings umschließenden Myoblastenmasse keine fremden Elemente zeigen, denen ihre Bildung zugeschrieben werden könnte, hat große prinzipielle Bedeutung, denn daraus geht hervor, daß die Neubildung der kontraktilen Muskelsubstanz bei Stratiomyden ausschließlich durch die Tätigkeit der imaginalen Myoblastenmasse herbeigeführt wird. Nun haben wir aus der Darstellung von VAN REES und PÉREZ gesehen, daß bei Musciden die Transformationsmuskeln von einer dichten Scheide von Mesodermzellen umgeben werden, die

nach Pérez bei der Neubildung der Muskelsubstanz eine wichtige Rolle spielt. Diese Mesodermzellen fehlen bei Stratiomyden in der Gegend der Stränge. Sie treten nur in den Extremitäten und deren Umgebung auf, wo sie als Ausgangspunkt für die sogenannte „freie Muskelbildung“ dienen, worauf wir noch zu sprechen kommen. Ich will aber nicht verheimlichen, daß ich im Anfange meiner Untersuchungen, als ich die, dem Stadium Fig. 20 (Taf. 26) vorhergehenden Entwickelungsstufen nicht kannte, die imaginale Myoblastenmasse, welche die neue kontraktile Substanz umgibt, nach dem Analogon von Musca für eine, wenn auch dicht zusammengedrängte Masse von Mesodermzellen gehalten habe; diese Täuschung konnte um so leichter unterlaufen, als eine gewisse Aehnlichkeit zwischen beiden nicht zu verkennen ist. Das gilt besonders für solche Schnitte, in denen infolge der Schrumpfung die einzelnen Myoblasten schärfer voneinander gesondert sind. Nachdem wir aber die einzelnen Entwickelungsstufen der imaginalen Myoblastenmasse kennen gelernt haben, kann es natürlich keinem Zweifel unterliegen, daß es sich hier um eine rein äußerliche Aehnlichkeit handelt.

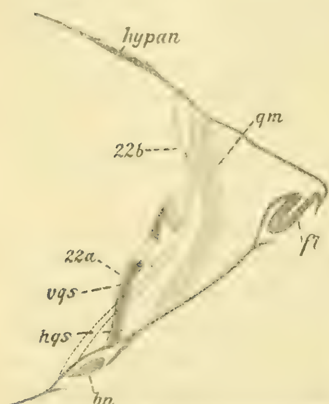
Ob nun in noch späteren Puppenstadien in der Umgebung der Stränge Mesodermzellen auftreten, weiß ich nicht, denn die betreffenden Stadien fehlen mir. Jedenfalls haben wir keinen Grund anzunehmen, daß sie, wenn sie auch erscheinen, in diesen Stadien noch irgendwelche wichtige Rolle bei der Bildung der Flügelmuskeln spielen, denn wie wir sehen, setzt die Bildung derselben schon in einem Stadium ein, wo in der Nähe der Transformationsmuskeln von den Mesodermzellen nichts zu sehen ist.

Ein nur etwas älteres Stadium, welches ich besitze, zeigt im wesentlichen noch dasselbe Bild wie Fig. 20; nur sind die Inselchen von kontraktiler Substanz größer geworden, wogegen die sie umgebende imaginale Myoblastenmasse weniger mächtig erscheint. Das letztere erklärt sich nur daraus, daß neue Myoblasten zum Aufbau der Muskelsubstanz hinzugetreten sind.

Auf die Einzelheiten des feineren histologischen Baues und der Differenzierungen der kontraktilen Masse gehe ich hier nicht weiter ein, denn die hierfür nötigen Stadien fehlen mir; ebenso übergehe ich die Frage nach der Neubildung der Sehnen und Lageverschiebungen der Stränge, denn ich hätte zu dem von van Rees darüber Mitgeteilten nichts Neues hinzuzufügen. Ich will dagegen noch ein paar Worte über die Gestalt der Stränge sagen, die wechselnde Verhältnisse zeigen: während in jüngeren Stadien

die Stränge mehr oder weniger die Gestalt der Transformationsmuskeln behalten, können sie sich in späteren Stadien ganz verschieden gestalten, indem sie bald oval, bald eckig oder langgestreckt erscheinen. Mit dem Auftreten der neuen kontraktilen Substanz verlieren sie ihre Einheitlichkeit und jeder von ihnen zerfällt entsprechend der Zahl der Bidungszentren der Muskelsubstanz in mehrere Stränge.

Das bis jetzt Dargestellte bezieht sich auf die Längs- oder Transversalstränge; was dagegen die Quer- oder Dorsoventralstränge betrifft, so können wir uns kurz fassen, denn ihre Entwickelung verläuft genau so, wie diejenige der Längsstränge, wenigstens von dem Stadium an, in welchem sie in ihrer ganzen Ausdehnung einen tiefblau gefärbten, mit vielen kleinen Kernen versehenen Strang darstellen. Wie dort, so auch hier, handelt es sich zuerst um ein erhebliches Dickenwachstum der Stränge, worauf dann in ihnen mehrere Bildungszentren von kontraktiler Substanz auftreten, die mit jedem Stadium größer werden. Kurz gesagt, die Querstränge zeigen vom erwähnten Stadium an in ihrer Entwickelung nichts von der der Längsstränge Abweichendes, und aus diesem Grunde könnte man annehmen, daß das auch für ihre Anfangsstadien gilt. Indessen zeigt eine nähere Untersuchung, daß das nicht der Fall ist, denn soviel ich aus meinen Schnitten ersehen konnte, stellen die Querstränge in ihrem indifferenten Zustande keine Larvalmuskeln dar, sondern es handelt sich vielmehr um sehr dünne, mit Eosin sich schwach rot färbende Fäden, die mit den naheliegenden Quermuskeln keine nähere Aehnlichkeit aufweisen. Um die Struktur der Querstränge zu zeigen, gebe ich in den Figg. 22 a und 22 b (Taf. 26), bei stärkerer Vergrößerung den unteren und oberen Teil des in Textfig. 6 abgebildeten Querstranges *(vqs)* wieder. Wie unsere Textfigur zeigt, ist der Querstrang auf diesem Querschnitte fast in seinem ganzen Verlaufe längs getroffen und erscheint, weil das Wachstum der Dorsoventralstränge von unten nach oben fortschreitet, nur in seinem unteren Abschnitte ver-



Textfig. 6. Querschnitt durch den Mesothorax einer Larve. Ok. 0, Obj. 4. *hypan* Hypodermisanlage, *qm* Quermuskel, *fl* Flügel, *bn* Bein, *vqs* vorderer Querstrang, *hqs* hinterer Querstrang.

ändert, während sein oberer Teil (Fig. 22 b, Taf. 26) noch den indifferenten Zustand zeigt. In der letzten Figur sehen wir, daß der obere Teil des Querstranges aus einer ziemlich homogenen Masse besteht, die eine nur ganz schwach angedeutete Längsfaserung zeigt; von einer Querstreifung, die etwa für ihre Muskelnatur sprechen würde, kann man nichts erkennen und sie fehlt auch in jüngeren Stadien. In ihm tritt dagegen ein großer Kern, dem eine starke Aehnlichkeit mit den nahe liegenden Muskelkernen nicht abzusprechen ist, auf. Einen anderen großen Kern sehen wir auch im unteren Abschnitte des Stranges (Fig. 22 a) und sonst trifft man solche zwischen der großen Masse der kleinen Kerne nicht selten an. Die letzteren sehen wir in unserer Figur unterhalb des großen Kernes, wo sie in der gemeinsamen Plasmamasse liegen. Bezüglich ihres Ursprunges muß man wohl annehmen, daß sie aus den großen Kernen durch Teilung entstanden sind, denn an ein Eindringen fremder Elemente von außen kann hier ebenso wie bei den Längssträngen nicht gedacht werden. Es scheint aber, daß hier im Gegensatze zu den letzteren nicht alle großen Kerne sich aufteilen, denn man kann sie, wenn auch selten, in Puppenstadien beobachten. Ob sie sich später noch teilen und in der für die Längsstränge geschilderten Weise zugrunde gehen, kann ich hier nicht entscheiden. Indem die Vermehrung der Kerne in der Richtung von unten nach oben fortschreitet, wandelt sich bald der Dorsoventralstrang in seiner ganzen Ausdehnung in ein mit kleinen Kernen dicht angefülltes Syncytium um. Hand in Hand damit geht das Dickenwachstum der Stränge, welches hier viel bedeutender ist als bei den Längssträngen, denn während die Querstränge auf ihren ersten Entwickelungsstufen äußerst feine Fäden darstellen, nehmen sie in älteren Larven- oder Puppenstadien so große Dimensionen an, daß ihre Querschnitte die der Längsstränge übertreffen.

Aus der obigen Darstellung geht hervor, daß wir die Längs- und Querstränge nicht direkt miteinander vergleichen können, obwohl die Entwickelung beider von einem gewissen Stadium an ganz ähnlich verläuft. In den Dorsoventralsträngen haben wir allem Anschein nach besondere, sich schon embryonal anlegende Gebilde vor uns, die im Verlaufe des Larvenlebens zur Weiterentwickelung kommen. Von einer Transformation können wir daher hier nicht sprechen und der oben geschilderte Prozeß der Vermehrung der Kerne, des Dickenwachstums etc. muß vielmehr als ein Ausbildungsprozeß angesehen werden. Was die Zahl der

Querstränge betrifft, so haben wir eigentlich nur einen Strang, der aber in seinem unteren Abschnitte, wie Textfig. 6 zeigt, in zwei Portionen zerfällt, von denen die eine vordere *(vqs)* an der lateralen, die andere, hintere *(hqs)* mit dem ersten sich kreuzende an der medialen Wand der Beinscheibe inseriert. Der hintere Strang ist in unserer Figur nur punktiert angegeben.

Der oben geschilderten Art der Muskelbildung, sei es durch Transformation oder durch besondere Anlagen, müssen wir die schon erwähnte „freie Muskelbildung" gegenüberstellen. Unter diesem Namen verstehe ich die Entwickelung imaginaler Muskeln aus freien Mesodermzellen. Da diese Art der Muskelbildung schon zur Genüge aus den Arbeiten von Vaney und anderer Autoren bekannt ist, so gehe ich hier darauf nicht ein und beschränke mich auf das in der geschichtlichen Einleitung darüber Gesagte. Damit aber der Unterschied zwischen beiden Arten der Muskelbildung klar wird, gebe ich in Fig. 23 (Taf. 26) einige aus Mesodermzellen entstandene Primitivbündel wieder. Aus dieser Figur sehen wir, daß die kontraktile Substanz im Gegensatze zu den zuerst beschriebenen Muskeln hier auf der Peripherie ausgeschieden wird, während das Innere der Primitivbündel von dem Sarcoplasma und dessen zahlreichen Kernen eingenommen bleibt.

Was die Abdominalmuskeln betrifft, so gehen sie ohne besondere Veränderungen in die Imago über.

6. Der Schlundkopf.

Wie schon erwähnt, hat Becker die Mundteile von Stratiomydenlarven genau beschrieben; ich gehe daher nicht weiter darauf ein und beschränke mich nur auf die Besprechung des Baues und Mechanismus des Schlundkopfes. Vorher aber müssen wir den Begriff des Schlundkopfes scharf abgrenzen, denn wie wir gesehen haben, hat man vielfach unter diesem Namen verschiedene Gebilde zusammengefaßt, die gar nicht einheitlicher Art sind. Man spricht zum Beispiel von einem Schlundkopf bei den Muscidenlarven und versteht darunter den großen Hohlraum, welcher vorn mit einer breiten Oeffnung anfängt und nach hinten bis zum 2. Thoraxsegment reicht. Dieser Hohlraum ist aber nichts anderes als der eingestülpte vordere Teil des Kopfes, und der eigentliche Darmkanal fängt erst im Grunde dieser Einstülpung an (s. Fig. 527 in Korschelt-Heiders Lehrbuch). Deshalb ist bei Musciden die Bezeichnung Schlundkopf nicht nur unglücklich gewählt, sondern

morphologisch auch nicht begründet. Von einem Schlundkopfe kann man nur dann sprechen, wenn dieser im Bereiche des Vorderdarmes liegt und aus einem Abschnitte desselben hervorgeht.

Ein schönes Beispiel für einen solchen echten Schlundkopf geben uns die Stratiomyden. Daß man dieses in morphologischer und funktioneller Hinsicht höchst interessante Organ der Stratiomyden bis jetzt wenig berücksichtigt hat, hängt wohl mit den großen technischen Schwierigkeiten zusammen, die uns die Untersuchung des Schlundkopfes darbietet; er besteht nämlich zu seinem größten Teil aus hartem Chitin und hat sehr dicke Wandungen, die sich auch bei der vor der Häutung stehenden Larve schwer schneiden lassen. Eine Beschreibung des Schlundkopfes mit einer Abbildung, die einen Sagittalschnitt durch denselben darstellt, fand ich in Vaneys Dipterenarbeit; seine Angaben sind jedoch sehr kurz und geben uns nur eine allgemeine Vorstellung vom Organ, ohne die Einzelheiten seines höchst komplizierten Baues zu erklären. Auch Becker erwähnt in seiner Arbeit den Schlundkopf, ohne aber auf die Einzelheiten einzugehen; er studierte ihn an Totalpräparaten und gibt davon schöne Abbildungen, auf die ich verweise (Fig. 19 u. 20). Was meine eigenen Untersuchungen anbetrifft, so habe ich den Schlundkopf unter gleichzeitiger Berücksichtigung der Totalpräparate hauptsächlich an Schnittserien studiert, beim Zeichnen der Abbildungen habe ich mich dabei bemüht, das mikroskopische Bild möglichst genau in den natürlichen Farben des Präparates (Hämatoxylin und Eosin) wiederzugeben. Dementsprechend ist in den Abbildungen Fig. 24—31 die Hypodermis blau, das harte, im Präparate gelblich-schwarz erscheinende Chitin schwarz und die weichen chitinigen Bandmassen schwach rosa gehalten. Nach diesen kurzen Vorbemerkungen können wir zur Beschreibung der einzelnen Teile des Schlundapparates übergehen.

Betrachtet man einen Querschnitt, welcher hinter den Mundteilen durchgeführt ist (Fig. 24, Taf. 27), so sieht man im Inneren der Kieferkapsel eine etwa U-förmige Rinne liegen, deren beide Schenkel *(lwkh)* oben mit der dorsalen Wand der Kieferkapseln zusammenhängen (in unserer Figur nur rechts). Der von ihnen begrenzte Hohlraum ist im unteren Teile der Rinne durch eine weiche Chitinmembran *(dn)* in zwei ungleich hohe Etagen geteilt: in eine obere, welche die dorsale Kopfhöhle *(dkh)* darstellt, und eine untere, welche den Pharynx bildet *(ph)*. Diese ist ventral und seitlich von 2 Chitinplatten *(vmp)* begrenzt, die mit den

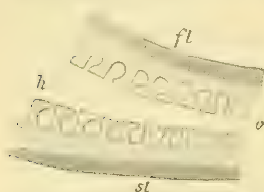
Schenkeln der Rinne lateralwärts zusammenhängen und median durch ein bogenförmiges Chitinstück miteinander verbunden sind. Von der dorsalen Wand der Kopfhöhle ziehen 8 Paar Muskeln *(sn)* nach unten und inserieren an der oberen Wand des Pharynx. Der in Fig. 30 (Taf. 27) abgebildete Frontalschnitt zeigt uns die Querschnitte von diesen Muskeln, sagittal sind sie in Fig. 28 getroffen. Die beiden Medianplatten verschmelzen weiter nach hinten untereinander und mit den Schenkeln der Rinne und bilden mit diesen eine einheitliche Rinne, die in den Figg. 26 u. 27 zu sehen ist *(vwsb)*. Die Schenkel der Rinne hängen nur vorn mit der dorsalen Kopfwand zusammen, weiter nach hinten lösen sie sich von derselben los und verlaufen, wie das schon in Fig. 24 angedeutet ist, in schräger Richtung nach unten. Der Schnitt der Fig. 25 ist etwas weiter nach hinten durchgeführt als Fig. 24; man sieht, daß die Schenkel der Rinne hier frei im Innern der Kieferkapsel liegen. Durch die Untersuchungen von Becker stellte sich, wie schon erwähnt, heraus, daß die Stratiomyslarven keine median gelegene Mundöffnung haben: die Mundhöhle ist durch Verwachsung der Ober- und Unterlippe verschlossen und die Nahrung wird durch zwei seitliche Spalten in den Pharynx eingesaugt. Der Pharynx stellt also einen Saugapparat dar, dessen Mechanismus mit Hilfe der eben erwähnten 8 Paar Muskeln in Funktion gesetzt wird. Durch Kontraktion derselben wird die Dorsalmembran des Pharynx, welche infolge ihrer weichen Beschaffenheit dem Zuge der Muskeln nachgeben kann, nach oben gezogen, wodurch der innere Pharynxraum vergrößert und in dieser Weise die Saugwirkung ausgeübt wird.

Aus dem Pharynx tritt die Nahrung in den Schlundkopf, welcher eine kugelige, von oben nach unten etwas abgeplattete Gestalt hat und sich bis zur Mitte des 1. Segments erstreckt. Er setzt sich aus einem vorderen resp. dorsalen und einem hinteren resp. ventralen Teile zusammen (Fig. 28 u. 30). Der erstere stellt ein kompaktes, kompliziert gebautes Chitinstück dar, welches ich der Einfachheit halber „Flügelbein" nennen will, weil es die noch zu besprechenden Flügelfortsätze (Fig. 28 *ffz*) trägt. Der ventrale Teil des Schlundkopfes oder der „Schlundboden" *(sb)* wird von den hinteren, erweiterten und in sich zusammenfließenden Wandungen der Rinne gebildet (Fig. 30 *hwsb*). Wie er mit dem Flügelbeine zusammenhängt, zeigen uns am besten die Querschnitte Fig. 26 u. 27. Betrachten wir zuerst den Querschnitt Fig. 26, welcher etwa durch die Mitte des Schlundkopfes durchgeführt ist.

In dieser Figur können wir eine äußere *(vwsb)* und eine innere *(bp)* Rinne unterscheiden. Diese letztere entspricht dem Flügelbein und besteht aus einer Basalplatte *(bp)*, die lateral in die seitlichen Chitinplatten *(lpfb)* übergeht, und einer auf der Basalplatte senkrecht stehenden Medianplatte *(mp)*, welche dorsal gegabelt erscheint. Das Flügelbein ist ventral, lateral und auch von hinten, wie das der Frontalschnitt Fig. 30 (Taf. 27) zeigt, von der äußeren Rinne umfaßt und mit derselben durch weiche, chitinige Bandmassen *(lbm)* verbunden. Die äußere Rinne oder der Schlundboden stellt die kontinuierliche Fortsetzung der Pharynxrinne dar (Fig. 30) und ist an seinen dorsalen Rändern, an der Ansatzstelle der Chitinbänder, wie das die Figg. 26 u. 27 zeigen, stark verdickt *(lv)*. Der Querschnitt Fig. 27, welcher etwas weiter nach hinten durchgeführt ist, zeigt im wesentlichen noch dieselben Verhältnisse; nur sind hier die seitlichen Chitinplatten des Flügelbeins *(lpfb)* dorsal nicht mehr frei, sondern fließen mit der Medianplatte zusammen. Die dadurch entstandenen seitlichen Hohlräume des Flügelbeins sind mit Epithel ausgekleidet *(hlh)* und münden, wie aus dem vorhergehenden Schnitt zu sehen ist, nach vorn dorsal durch zwei enge Längsspalten *(dolh)* nach außen. Ob der innere Raum dieser Höhlungen, welcher hier infolge des Abhebens der Epidermis vom Chitin mit Epithel vollständig ausgefüllt erscheint, irgendeine funktionelle Bedeutung hat, bleibt vorläufig noch dahingestellt. Die seitlichen Chitinplatten laufen schräg nach unten und kommen vorn, indem sie sich medialwärts umbiegen, wieder mit der Medianplatte in Verbindung (Fig. 30 *vrlh*). Sie begrenzen also den inneren Raum der lateralen Höhlungen auch vorn und hinten. In Fig. 26 ist die Medianplatte dorsal rinnenförmig vertieft; weiter nach vorn laufen nun die Ränder dieser Rinne in zwei ausgebreitete flügelartige Fortsätze aus, die eine wichtige funktionelle Bedeutung haben, indem sie als Ansatzstelle für die hinteren Kaumuskeln dienen. Die Flügelfortsätze sind auf dem in Fig. 31 abgebildeten Querschnitte fast in ihrer ganzen Ausdehnung quer getroffen. Ihre äußere Schicht *(ffz)* besteht aus weichem Chitin, welches innerlich von hartem Chitin *(fb)* gestützt wird. Wie Fig. 29 zeigt, ist das Flügelbein mit der dorsalen Pharynxwand durch eine verdünnte Partie des Chitins derselben verbunden *(vs)*. Diese stellt eine Art von Hautgelenk dar und ermöglicht die Bewegung des Flügelbeins nach vorn.

Der innere Raum des Schlundkopfes ist an seinem vorderen Teile, an der Eingangspforte, von weichem Chitin ausgekleidet

(Fig. 29 u. 31, Taf. 27), welches, wie die Querschnitte Fig. 26 u. 27 zeigen, weiter nach hinten mit den lateralen Bandmassen in kontinuierlichem Zusammenhange steht. Dorsal bildet es eine dünne Chitinmembran (Fig. 27 u. 28 *dbm*), die den oberen Schlundkopfraum von oben begrenzt und medialwärts in das Chitin des Oesophagus übergeht (Fig. 29). Die inneren Flächen des Schlundbodens und des Flügelbeins sind median mit starken feinbezahnten Chitinleisten bewaffnet, die sagittal auf den Figg. 28 u. 29 und frontal auf der Fig. 30 getroffen sind. Wie aber die letzte Figur zeigt, müssen wir außer diesen medianen Chitinleisten, die übrigens auch in VANEYS Tafelfigur 2 zu sehen sind, noch zwei laterale Reihen von häkchenförmigen Zähnchen unterscheiden, die deutlich nur auf den Frontalschnitten auftreten. Da sie bis jetzt unbekannt waren, so habe ich in der Textfig. 7 den lateralen Teil des Schlundkopfes stark vergrößert dargestellt. Aus dieser Figur können wir entnehmen, daß dieselben sich sowohl auf der inneren lateralen Fläche des Flügelbeins als auch auf derjenigen des Schlundkopfes finden. Sie haben eine Häkchenform und sind in entgegengesetztem Sinne gerichtet: diejenigen des Flügelbeins nach hinten und die des Schlundbodens nach vorn.



Textfig. 7. Frontalschnitt durch die laterale Partie des Schlundkopfes; Komp.-Ok. 6, Oel-Imm. 3,0. *fl* Zahnfläche des Flügelbeins, *sl* dieselbe des Schlundbodens, *h* hinten, *v* vorn.

Schon aus dieser rein morphologischen Beschreibung kann man ersehen, daß wir es hier mit einem Kauapparate zu tun haben. Betrachtet man den Schlundkopf noch von der funktionellen Seite, so kommt man bald zur Ueberzeugung, daß derselbe einen höchst ausgebildeten Mechanismus besitzt, wie er bei keiner anderen Dipterenlarve vorkommt. Seine Kaufunktion wird durch 2 Paar große, mächtige Muskeln bewirkt, die das Flügelbein, dessen Verschiebbarkeit durch das Vorhandensein der lateralen Bandmassen ermöglicht wird, in der Querebene bewegen. Das hintere Muskelpaar nimmt von den Flügelfortsätzen der Medianplatte seinen Ursprung und zieht horizontal zu der unteren Fläche der Dorsalplatte, an welcher es inseriert (Fig. 28 *hkm*). Das untere Muskelpaar geht von der dorsalen Kopfwand schräg nach unten und setzt sich an der vorderen medialen Fläche des Flügelbeines an *(vkm)*. Seine Ansatzstelle ist in unserer Figur durch das Abheben der Hypodermis vom Chitin etwas nach vorn verschoben, in Wirklichkeit liegt sie natürlich dem letzteren dicht an.

Nach VANEY sind die beiden Muskelpaare Antagonisten: durch Kontraktion des hinteren Paares wird das Flügelbein nach hinten gegen den Schlundboden gepreßt, während es durch das vordere Paar wieder nach vorn zurückgezogen wird. Dieser Ansicht kann ich mich nicht völlig anschließen. Zwar sind die beiden Muskeln Antagonisten, durch ihre Kontraktion wird aber das Flügelbein nicht nur in Längs-, sondern auch in Querrichtung bewegt, indem durch das hintere Muskelpaar das Flügelbein nach hinten und oben, durch das vordere Paar dagegen nach vorn und unten gezogen wird. Die Bewegung des Flügelbeines geschieht also in einer schrägen Querebene, deren Richtung in Fig. 28 (Taf. 27) durch Pfeile angegeben ist. Den Kaumuskeln wirken die chitinigen Bandmassen entgegen, die infolge ihrer Elastizität das Flügelbein nach vorn zurückschlagen. Da nun bei der Kontraktion der Kaumuskeln die Zahnfläche des Flügelbeines in nähere Berührung mit der des Schlundbodens kommt und an dieser gerieben wird, so werden die zwischen ihnen befindlichen Nahrungspartikelchen zermahlen.

7. Zusammenfassung der wichtigsten Befunde.

Bei der Entwickelung des imaginalen Thorax kommt es bei Stratiomyden im Meso- und Metathorax zur Entwickelung besonderer dorsaler Hypodermisanlagen. Dieselben entstehen nach der Art aller anderen Thoracalscheiben als Wucherungen der Hypodermis, bilden im Verlaufe ihrer Entwickelung einen Peripodalraum und liefern bei der Metamorphose die imaginale dorsale Hypodermis der betreffenden Segmente.

Die thoracalen Imaginalscheiben entstehen als Wucherungen der Hypodermis. Auf ihren ersten Entwickelungsstufen stellen sie kleine kegelstumpfförmige Körper dar, mit basal gelegenen Kernen. Der letzte Umstand hat zur Folge, daß das Wachstum der Anlage hauptsächlich in ihrem Basalteil vor sich geht, wodurch die Anlage eine brotlaibförmige Gestalt annimmt. Zu einer Einsenkung der Imaginalscheibe unter die Hypodermis, wie es bei Corethra oder Eristalis der Fall ist, und wodurch ein Peripodalraum entsteht, kommt es bei Stratiomyden nicht; indem aber die Zone, in der imaginales Gewebe und die dieses umgebende Hypodermis zusammenstoßen, sich nach außen umbiegt, entsteht über der Anlage ein Umschlagsrand, durch welchen ein basal von der äußeren Fläche der Imaginalscheibe begrenzter Raum gebildet wird. Dieser

Raum entspricht dem Peripodalraum anderer Dipteren. Im Gegensatze zu dem primären Peripodalraum der Musciden oder Tipuliden, bei denen zuerst der Peripodalraum und dann erst die eigentliche Anlage gebildet wird, können wir den Peripodalraum der Stratiomyden als sekundären bezeichnen, da bei ihnen der Entstehung des Peripodalraumes die Bildung der eigentlichen mehrschichtigen Anlage vorangeht..

Die zwei Besonderheiten der Stratiomydenentwickelung: die thoracalen Hypodermisanlagen und die sekundäre Bildung des Peripodalraumes sind bisher bei anderen Dipteren nicht beobachtet. Die Antwort auf die Frage, wodurch diese Besonderheiten bedingt sind und ob die Stratiomyden in dieser Hinsicht vereinzelt dastehen, kann nur eine weitgehende, dahinzielende vergleichende Untersuchung anderer Dipterengattungen geben. In dieser Richtung zu arbeiten ist mein nächstes Ziel.

Die Lage der Bein- und Flügelanlagen ist gekennzeichnet durch Tracheenendzellen und durch Tastborsten, die, in kleinen Gruppen vereinigt, bei den Beinscheiben medial, bei den Flügelanlagen oberhalb von der imaginalen Zellmasse stehen. In jeder Gruppe finden sich 2—3 Borsten, die mit dem Chitin in gelenkiger Verbindung stehen. Darunter liegt eine kolbenförmige Gruppe von Matrixzellen und Sinneszellen.

Bei der Entwickelung des Imagokopfes kommt es zur Anlage einer Kopffalte, die von der ventralen Fläche der Hypodermistasche der Dorsalplatte ausgeht und sich nach hinten in zwei Säckchen — Augenhöhlen — gliedert. Diese reichen bis zum Gehirn, mit dem sie mit ihren basalen, stark verdickten Enden — den Augenanlagen — durch die Anlage des Nervus opticus in Verbindung stehen. In der Kopffalte kommt außer den Augen nur noch ein Teil der Kopfhypodermis zur Entwickelung, die Rüssel- und Antennenanlagen dagegen entstehen außerhalb der Kopffalte, nach der Art der Extremitätenbildung bei Corethra. Bei der Verpuppung verschmilzt die Kopffalte mit der Hypodermistasche der Dorsalplatte, die bei der starken Verkürzung des Körpers aus der Tasche heraustritt. Dadurch entsteht ein einheitlicher, in seinem hinteren Teile in die Augenhöhlen übergehender Sack, dessen vordere Partie bei der Verkürzung des Körpers höchst wahrscheinlich auf die Außenfläche desselben übergeht. Bei der Metamorphose legt sich die ventrale Wand der Augenhöhlen infolge der starken Wucherung ihrer Zellen in zwei Falten, die sich auf die ventrale Wand der Kopffalte und die

mit der letzteren in kontinuierlichem Zusammenhange stehende dorsale Kopfhypodermis ausbreiten und bis zur Antennenbasis reichen. Dadurch entstehen an der dorsalen Kopffläche 2 Paar Furchen mit stark verdickten Wandungen.

Wie bei Corethra setzt bei Stratiomyden die Bildung der Thoracalmuskeln schon in der Larve ein. Ihre Anlagen finden sich in erwachsenen Larven als dicke Quer- und Längsstränge, die in ihrem Inneren zahlreiche kleine Kerne führen. Trotz des Umstandes, daß die Quer- und Längsstränge beide zur Bildung der imaginalen Thoracalmuskeln dienen, sind sie verschiedenen Ursprunges, denn während die Längsstränge durch eine Umbildung aus normalen larvalen Längsmuskeln hervorgehen, stellen die Querstränge besondere, sich schon embryonal anlegende Anlagen dar.

Die Längsstränge entstehen aus den larvalen Muskeln (Transformationsmuskeln) in der Weise, daß die Myoblasten der letzteren unter vielfacher Teilung ihrer Kerne und starker Zunahme ihres Sarcoplasmas allmählich die larvale kontraktile Substanz verdrängen, die von ihnen resorbiert wird. Eine Anzahl der aus der Teilung der großen Myoblastenkerne hervorgegangenen kleinen Kerne geht nachträglich zugrunde, was sich höchst wahrscheinlich daraus erklärt, daß ihre Zahl viel größer ist, als es für ihre Rolle bei der Neubildung der neuen Muskelsubstanz notwendig ist. Die letztere tritt in Form kleiner Inselchen in der durch Vermehrung ihrer Elemente stark verdickten Myoblastenmasse auf und wird mit jedem Stadium größer. Schließlich zerfällt der Längsstrang entsprechend der Zahl der in ihm aufgetretenen Bildungszentren der neuen Muskelsubstanz in mehrere Stränge, die sich im Laufe der Weiterentwickelung zu den definitiven imaginalen Muskeln gestalten.

Die Querstränge erscheinen zuerst als feine plasmatische Fäden, die in ihrer homogenen Grundsubstanz einige große Kerne führen. Durch Teilung der letzteren bildet sich der Querstrang zu einem mit vielen kleinen Kernen versehenen Plasmastrang aus. Von diesem Stadium an verläuft die Entwickelung genau so wie bei den Längssträngen: d. h. sie erfahren ein starkes Dickenwachstum, bilden in ihrem Inneren mehrere Bildungszentren von kontraktiler Substanz etc. Die Veränderungen, die in den Quersträngen vor sich gehen, können wir gegenüber der Metamorphose der Längsstränge als einen Ausbildungsprozeß ansehen.

Der zu einem Kauapparat umgewandelte Schlundkopf der Stratiomyden stellt einen echten, d. h. im Bereiche des Vorder-

darms liegenden Schlundkopf dar und setzt sich aus einem ventralen resp. hinteren halbkugeligen Teile — dem Schlundboden und einem von diesem eingefaßten oberen resp. vorderen Teile — dem Flügelbein — zusammen. Das letztere stellt ein höchst kompliziert gebautes Chitinstück dar und trägt in seiner oberen Partie die Flügelfortsätze, die als Ansatzstelle für das zwischen ihnen und der unteren Fläche der Dorsalplatte ausgespannte, hintere Kaumuskelpaar dienen. Ein anderes Paar von Kaumuskeln nimmt seinen Ursprung am vorderen unteren Rande des Flügelbeines und inseriert an der dorsalen Kopfwand. Die Verschiebbarkeit des Flügelbeines wird durch das Vorhandensein chitiniger Bandmassen ermöglicht, die die beiden Bestandteile des Schlundkopfes miteinander verbinden. Die inneren Flächen des Schlundbodens und des Flügelbeines tragen median fein bezahnte Chitinleisten und lateral häkchenförmige Zähnchen. Durch Kontraktion der Kaumuskeln wird das Flügelbein gegen den Schlundboden gepreßt und in der Querebene bewegt, wobei seine Zahnfläche an der des Schlundbodens gerieben wird. Den Kaumuskeln wirken die chitinigen Bandmassen entgegen, die infolge ihrer Elastizität das Flügelbein wieder zurückschlagen.

Zum Schluß sei es mir gestattet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Weismann, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für die Anregung zu dieser Arbeit und für das wohlwollende Interesse, mit dem er den Fortgang meiner Untersuchungen verfolgte. Den Assistenten des Zoologischen Instituts, den Herren Privatdozenten Dr. Schleip und Dr. Kühn, bin ich zu herzlichem Dank verpflichtet für die liebenswürdige Förderung, die sie meiner Arbeit durch schätzenswerte Ratschläge dauernd haben zuteil werden lassen. Aufrichtige Erkenntlichkeit schulde ich fernerhin Herrn Dr. Kühn und meinem Kollegen Herrn von Voss, die die zeitraubende Korrektur der Druckbogen meiner Arbeit in höchst liebenswürdiger Weise übernahmen.

Nachschrift.

Nachdem diese Untersuchung bereits abgeschlossen vorlag, bekam ich Kenntnis von der gerade erschienenen ausführlichen Arbeit von Pérez (Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides in: Archives de Zoologie expérimentale, T. IV, No. 1, 1910, II). Da eine nähere Besprechung seiner höchst interessanten Angaben hier nicht mehr am Platze sein kann, behalte ich mir dieselbe für meine nächste größere Arbeit über die Muskelmetamorphose der Insekten vor. Vorläufig sei nur kurz bemerkt, daß er bezüglich der Muskelmetamorphose lediglich eine erweiterte Darstellung seiner bereits in der vorläufigen Mitteilung gegebenen Befunde bringt, die ich schon oben besprochen habe.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen für Fig. 1—23.

aan Augenanlage
ah Augenhöhle
ach altes Chitin
brsb Borstenbasis
bor Borste
bsm Basalmembran
ch Chitin
dk degenerierte Kerne
hlm Hüllmembran
hs Halsteil der Matrixzelle
hyp Hypodermis
hypk Hypodermiszellkern
imgs Imaginalscheibe
imgk Imaginalscheibenkern
imk imaginale Myoblastenkerne
iks imaginale kontraktile Substanz
kfl Kopffalte
ks kontraktile Substanz
lks larvale kontraktile Substanz
lmk larvaler Muskelkern
mesz, $mesz_1$ Mesodermzellen
mzk Matrixzellkern
n, n_1 Nerv
nch neues Chitin
plm Plasmamasse
pls Plasmastränge
prdr Peripodalraum
prpm Peripodalmembran
slm Sarcolemm
spl Sarcoplasma
szk Sinneszellkern
trw Tracheenwand
trnz Tracheenendzelle

Tafel 25.

Fig. 1. Querschnitt durch eine junge mesothoracale Hypodermisanlage. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 1,5.

Fig. 2. Querschnitt durch eine etwas ältere mesothoracale Hypodermisanlage. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 3. Querschnitt durch die Hypodermisanlage einer erwachsenen Larve. Komp.-Ok. 2, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 4. Querschnitt durch die rechte mesothoracale Beinanlage. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 1,5.

Fig. 5a und 5b. Zwei aufeinanderfolgende Frontalschnitte durch eine Borstenmatrixzelle. Das Chitin und die Borste nicht mitgezeichnet. Komp.-Ok. 6, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 6. Querschnitt durch die rechte metathoracale Beinanlage. Die Umrisse der Borsten punktiert angegeben. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 1,5.

Fig. 7 und 8. Querschnitte durch die rechte metathoracale Bein- (7) und Schwingeranlage (8). Das alte Chitin (*ach* Fig. 8) in Fig. 7 nicht mitgezeichnet. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 9. Querschnitt durch die linke mesothoracale Beinanlage. Das Chitin nicht mitgezeichnet. Komp.-Ok. 4, Oel.-Imm. 3,0.

Tafel 26.

Fig. 10. Querschnitt durch die linke mesothoracale Flügelanlage. Das Chitin nicht mitgezeichnet. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 11. Frontalschnitt durch die rechte Augenanlage. *hlm* Hüllmembran (ventrale Kopffaltenwand). Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 12. Ein etwas schräger Querschnitt durch die Augenanlagen einer erwachsenen Larve. *N.op* Nervus opticus. Komp.-Ok. 4, Obj. 16.

Fig. 13. Querschnitt durch einen normalen Larvalmuskel aus der Gegend der dorsalen Längsmuskelreihe. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 14. Querschnitt durch eine Transformationsmuskelportion. Komp.-Ok. 6, Oel-Imm. 1,5.

Fig. 15. Querschnitt durch einen Transformationsmuskel. Komp.-Ok. 6, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 16. Querschnitt durch einen Transformationsmuskel. Komp.-Ok. 6, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 17. Querschnitt durch eine Transformationsmuskelportion. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 1,5.

Fig. 18. Querschnitt durch den rechten medialen Transformationsmuskel einer jungen Larve. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 19. Der linke, mediale, in Textfig. 5 mit *t* bezeichnete Transformationsmuskel bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 20. Querschnitt durch den rechten medialen Transformationsmuskel einer jungen Puppe. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 21. Querschnitt durch einen vollständig transformierten Muskel mit 4 degenerierten Kernen. Komp.-Ok. 6, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 22a und 22b. Der obere (22b) und untere (22a) Teil des in Textfig. 6 dargestellten Querstranges bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Fig. 23. Längsschnitt durch drei aus freien Mesodermzellen entstandene Primitivbündel von einer älteren Puppe. Komp.-Ok. 4, Oel-Imm. 3,0.

Allgemeine Bezeichnungen für Fig. 24—31.

Schwarz hartes Chitin, rot weiches Chitin, blau Hypodermis.

ag Auge
bp Basalplatte
dbm dorsale Bandmasse
dkh dorsale Kopfhöhle
dkw dorsale Kopfwand
dm Dorsalmembran
dolh dorsale Oeffnung der Lateralhöhle
dp Dorsalplatte
fb Flügelbein
ffz Flügelfortsätze
hlh Hypodermis der Lateralhöhle
hkm hinterer Kaumuskel
hwsb hintere Wand des Schlundbodens
kim Kiefermuskel
lbm laterale Bandmasse
lh Lateralhöhle
lpfb Lateralplatte des Flügelbeins

lwkh laterale Kopfhöhlenwand
lwp laterale Pharynxwand
lwsb Lateralwand des Schlundbodens
lv laterale Verdickungen des Schlundbodens
lzr laterale Zahnreihe
mp Medianplatte
ph Pharynx
sm Saugmuskel
sb Schlundboden
vmp ventrale Medianplatte
vkh ventrale Kopfhöhle
vkm vorderer Kaumuskel
vrlh vorderer Rand der Lateralhöhle
vwp ventrale Pharynxwand
vwsb ventrale Wand des Schlundbodens
zl Zahnleiste

Tafel 27.

Fig. 24, 25, 26 und 27. Querschnitt durch vier verschiedene Regionen der Kieferkapsel einer jungen Larve. In Fig. 26 und 27, die sich auf den Schlundkopf beziehen, das äußere Chitin nicht mitgezeichnet. Die beiden ersten Figuren einer etwas jüngeren Larve entnommen als Fig. 26 und 27. Komp.-Ok. 6, Obj. 16.

Fig. 28 und 29. Zwei Längsschnitte durch die Kieferkapsel und das erste Thoraxsegment einer jungen Larve. Fig. 29 fast median. In beiden Figuren die Mundteile fortgelassen. Komp.-Ok. 4, Obj. 16.

Fig. 30. Frontalschnitt durch die Kieferkapsel und das erste Thoraxsegment einer jungen Larve. * Ansatzstelle der vorderen Kaumuskeln, das Chitin der Ansatzstelle nicht getroffen. Komp.-Ok. 4, Obj. 16.

Fig. 31. Querschnitt durch das erste Thoraxsegment einer jungen Larve. Komp.-Ok. 6, Obj. 16.

Literaturverzeichnis.

BECKER, 1910. Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipterenlarven. Zool. Jahrb., Abt. für Anat. und Ontog., Bd. XXIX, Heft 2.

BRAUER, 1883. Die Zweiflügler des Kais. Museums zu Wien. In: Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien.

CHOLODKOWSKY, 1889. Studien zur Entwickelungsgeschichte der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVIII.

GANIN, 1876. Materialien zur Kenntnis der postembryonalen Entwickelungsgeschichte der Insekten. In: Protokolle der Sitzungen der Sektion für die Zoologie und vergleichende Anatomie der 5. Versammlung russischer Naturforscher und Aerzte in Warschau, Sept. 1876. Mitgeteilt von HOYER.

GRABER, 1887. Die Insekten.

HOLMGREN, NILS, 1904. Zur Morphologie des Insektenkopfes. In: Zool. Anz., Bd. XXVII, p. 343—355.

KARAWAIEW, 1898. Die nachembryonale Entwickelung von Lasius flavus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXIV.

—, 1897. Vorläufige Mitteilung über die innere Metamorphose bei Ameisen. Zool. Anz., No. 543.

KOLBE, 1893. Einführung in die Kenntnis der Insekten.

KOROTNEFF, 1892. Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. Biol. Centralbl., Bd. XII.

KOWALEWSKY, A., 1887. Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwickelung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLV.

KRANCHER, 1881. Der Bau der Stigmen bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXV.

LEYDIG, 1860. Ueber Kalkablagerungen in der Haut der Insekten. In: Arch. f. Naturgesch., Bd. XXVI.

MIALL and HAMMOND, 1892. The development of the head of the imago of Chironomus. In: Trans. Linn. Soc. London (2), Vol. V.

PÉREZ, CHARLES, 1907. Histogénèse des muscles alaires chez les Muscides. (Réunion biol. Bordeaux.) C. R. Soc. Biol. Paris, T. LXIII, p. 706—708.

PLOTNIKOW, 1904. Ueber die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXVI.

RATH, OTTO VOM, 1885. Ueber die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI.

—, 1896. Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane etc. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXI.

Rees, J. van, 1888. Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ontog., Bd. III.

Schuckmann, von, 1909. Ueber die Einwirkung niederer Temperaturen auf den Fortgang der inneren Metamorphose bei der Puppe von Vanessa urticae. Arch. f. Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. XXVII, Heft 4.

Stange, Paul, 1907. Ueber die Rückbildung der Flügel und Halterenscheiben bei Melophagus ovinus. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ontog. Bd. XXIV.

Swammerdam, 1752. Bibel der Natur. Leipzig 1752.

Wahl, Bruno, 1899. Ueber das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von Eristalis tenax L. In: Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. XII.

—, 1901. Ueber die Entwickelung der hypodermalen Imaginalscheiben im Thorax und Abdomen der Larve von Eristalis Latr. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXX.

Weismann, 1863. Ueber die Entstehung des vollendeten Insekts in Larve und Puppe.

—, 1864. Die Entwickelung der Dipteren.

—, 1864. Die nachembryonale Entwickelung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIV.

—, 1866. Die Metamorphose der Corethra plumicornis.

Wistinghausen, 1890. Tracheenendigungen der Raupen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIX.

Vaney, C., 1902. Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. Thèse. Lyon, A. Rey.

Ueber die Beschuppung der Reptilien.

Von Dr. **Georg Stehli**
aus Wachenheim a/H., bayr. Pfalz.

Hierzu Tafel 28 und 19 Figuren im Text.

Einleitung.

Den Ausgangspunkt meiner Arbeit bildeten die Untersuchungen, welche von H. Otto in den Jahren 1907 und 1908 im Zoologischen Institut zu Jena über die Beschuppung der Brevilinguier und Ascalaboten angestellt worden waren. Um eine Ergänzung zu dieser Arbeit zu geben, beschäftigte ich mich zunächst mit der embryonalen Entwickelung der Knochenschuppen der Brevilinguier und zwar speziell bei Anguis fragilis L. und Gongylus ocellatus Forsk. Sodann untersuchte ich zum Vergleich die Hautverknöcherungen der Krokodile. Nun erweiterte ich das Thema durch den Vergleich der Schildkröten und der fossilen Reptilien, insbesondere des Aëtosaurus ferratus Fr. Von besonderem Interesse war die Frage, ob die Beschuppung der Reptilien ursprünglich eine Beziehung zu der Segmentierung der Muskulatur besitzt, wie ja die Schlangen eine so deutliche segmentale Anordnung der Schuppen zeigen.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut in Jena ausgeführt auf den Rat und unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. E. Ziegler. Da Herr Prof. Dr. H. E. Ziegler im Sommer 1909 einem Rufe an die Königl. Technische Hochschule in Stuttgart folgte, siedelte ich im Oktober 1909 nach Stuttgart über und brachte hier im Zoologischen Institut der Königl. Technischen Hochschule meine Arbeit zum Abschluß.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. E. Ziegler, spreche ich auch an dieser Stelle für die fortwährende Unterstützung meiner Studien meinen aufrichtigsten Dank aus.

Auch bin ich Herrn Prof. Dr. E. Fraas in Stuttgart für seine freundliche Beihilfe bei dem Studium der fossilen Formen der Reptilien zu großem Dank verpflichtet.

Meine Arbeit gliedert sich in folgende Abschnitte:

I. Material und Methoden.
II. Historische Betrachtungen.
III. Embryonale Entwickelung der Knochenschuppen bei Anguis fragilis L.
IV. Embryonale Entwickelung der Knochenschuppen bei Gongylus ocellatus Forsk.
V. Segmentale Anordnung der Schuppen bei Sauriern und Ophidiern [1]).
VI. Die Cutisverknöcherungen bei den Krokodilen (Crocodilus vulgaris Cuv.).
VII. Die Cutisverknöcherungen der Schildkröten.
VIII. Die segmentale Anordnung der Hautknochen bei Aëtosaurus ferratus Fr.
IX. Schlußwort.

I. Material und Methoden.

Für meine Untersuchungen verwandte ich Anguis fragilis in den verschiedensten Altersstufen: ein Exemplar, welches das Stadium direkt nach dem Ausschlüpfen repräsentiert, dann je ein Exemplar von 6—7, 13, 16, 18, 23 und 35 cm Länge. Ferner Gongylus ocellatus Forsk. (Scincus ocellatus Gerv.) in 4 Altersstufen: ein Stadium nach dem Ausschlüpfen, je eines von 5, 9 und 15 cm Länge. Zu den Untersuchungen über die segmentale Anordnung der Schuppen benutzte ich außerdem: Mabuia trivittata Cuv., Eumeces algiriensis Ptrs., Ablepharus deserti Brandt und Aconthias burtoni Grey.

Das gesamte Material bezog ich aus der bekannten Naturalienhandlung von Wilh. Schlüter in Halle a/S.

Zur Vergleichung mit anderen Sauriern standen mir einige Schnittserien von Lacerta muralis Laur., Hemidactylus specialis Bleck, Platydactylus muralis Dum. et Bibr. zur Verfügung, sowie eine Schnittserie eines Ophidierembryos aus Java, die ich sämt-

1) Diesem Kapitel sind zur Erläuterung eine Reihe von Textfiguren beigegeben worden, welche sämtlich Originalfiguren sind.

Die Figuren im Text sind durchlaufend numeriert und als „Textfig.“ bezeichnet; ebenso die Tafelfiguren, welche ich mit „Fig.“ bezeichnet habe.

lich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. H. Otto verdanke. Herrn Dr. H. Otto spreche ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank aus. Von Scincus officinalis Laur. stand mir leider nur ein Exemplar von 15 cm Länge zur Verfügung, das sich aber infolge der Dicke der Knochenschuppen für meine histologischen Untersuchungen als völlig unbrauchbar erwies. Zum Studium der Cutisverknöcherungen bei den Krokodilen durfte ich eine im Zoologischen Institut der Königl. Technischen Hochschule in Stuttgart befindliche Haut eines 42 cm langen Exemplares von Crocodilus vulgaris benutzen.

Da infolge der Cutisverknöcherungen der Hautpanzer der Reptilien ein sehr harter ist, erwies sich die Einbettung in Paraffin allein als unbrauchbar. Ich benutzte daher die Doppeleinbettung in Celloidin-Paraffin, wobei ich die Hautstücke erst einige Wochen, oft sogar Monate bei stetem Celloidinzusatz in Celloidin liegen ließ[1].

Zum Aufkleben der Schnitte erwies sich Albumin-Glyzerin als völlig unbrauchbar. Ich wandte daher eine Mischung von Kollodium-Nelkenöl (2:2) (s. Lee und Meyer, Mikr. Techn., p. 133) mit dem besten Erfolg an.

Zum Färben benutzte ich neben der Einfachfärbung mit Boraxkarmin (nach Grenacher in alkoholischer und wässeriger Lösung) die Doppelfärbung mit Hämatoxylin (nach Delafield) und Ammonium-Rubin-Pikrat. Für feinere histologische Untersuchungen gebe ich der Einfachfärbung mit Boraxkarmin den Vorzug wegen der intensiveren Kernfärbung. Ich wandte durchweg Schnittfärbung an. Nicht unerwähnt will ich es lassen, daß mir beim Färben sehr viele Schnitte, sobald sie aus dem Xylol in den Alkohol abs. kamen, zerrissen und wegschwammen. Ich mußte sie daher durch langsamen Zusatz von Alkohol aus dem Xylol in den Alkohol absolutus überführen.

Das Schneiden mit dem Mikrotom war bei den meisten von mir untersuchten Exemplaren wegen der starken Cutisverknöcherungen äußerst schwer. Meistens waren nur einzelne Schnitte brauchbar. Nur von den frühen Jugendstadien von Anguis fragilis und Gongylus ocellatus erhielt ich gute Schnittserien.

---

1) Mit dieser Methode hatte bereits H. Otto die besten Resultate erzielt (s. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLIV, 1908, p. 194).

II. Historische Betrachtungen.

Die Literatur über die Beschuppung der Reptilien ist noch sehr lückenhaft.

Kerbert und Otto haben zusammenfassend über die Arbeiten berichtet, welche über die Anatomie und Histologie der Reptilienhaut erschienen sind.

Ich kann mich daher darauf beschränken, nur in ganz kurzen Zügen nochmals die gesamte Literatur zu wiederholen, um nur da näher zu verweilen, wo wir Angaben über meine speziellen Untersuchungsobjekte vorfinden. In den einzelnen Kapiteln meiner Arbeit werde ich dann zum Vergleich mit meinen Befunden auf die hier erwähnten Autoren nochmals eingehender zu sprechen kommen.

Die Frage nach der segmentalen Anordnung der Schuppen ist bisher in der Literatur überhaupt noch nicht erörtert worden.

Heusinger (1822) berichtet über die Kalkeinlagerungen in der Reptilienhaut, denen er aber eine falsche Entstehung zukommen läßt. Er faßt sie nicht als Cutisverknöcherungen auf, sondern als Absonderungen aus dem „Malpighischen Schleim oberhalb der Lederhaut". — Auch Duméril et Bibron (1834) erwähnen in der „Erpétologie générale des Reptiles" die Hautverknöcherungen bei der Beschreibung der Saurier. — Erst Leydig (1857, 1868, 1872, 1873 und 1876) hat uns in einer Reihe höchst interessanter Arbeiten Aufschluß gegeben über die Epidermis, ihre Beziehung zur Cutis und die Verknöcherungen in der Lederhaut[1]). Leydig widerlegt die falsche Ansicht von Heusinger über die Entstehung der Verknöcherungen, ebenso die Meinung von E. Blanchard (1861), welcher, gestützt auf das Vorhandensein der Markkanäle in den Knochenschuppen der Scincoiden, den Reptilienschuppen eine respiratorische Tätigkeit zugeschrieben hatte.

Später wurde von Lataste (1876) durch Injektion der Beweis erbracht, daß die Kanäle der Knochenschuppen nicht Luft enthalten, sondern mit Blutgefäßen und Bindegewebe ausgefüllt sind. „Ces canaux sont les anes vasculaires de la papille écailleuse, traversant l'os de l'écaille et représentant des canaux de Havers." — Leydig

---

1) Bereits 1853 veröffentlicht Leydig eine Arbeit über Ossifikationen bei beschuppten Reptilien „auf Kosten der Lederhaut". Auch bei den Batrachiern ist die Cutis imstande, zu verknöchern, wie Leydig bei Ceratophrys dorsata und Bufo maculiventris festgestellt hat.

bezeichnet bei Anguis fragilis die äußerste Schicht der Epidermis als wahre Cuticula, welche ein helles, homogenes Häutchen darstellt von „zellig-welliger, man könnte sagen, schuppiger Skulptur“. Eine solche verdickte Zellmembran der äußersten Epidermis schreibt LEYDIG sämtlichen Sauriern zu.

Seine Untersuchungen über die Ossifikationen in der Lederhaut, welche er als „wirkliche Hautknochen“ bezeichnet, sind von großer Bedeutung für die Systematik der Reptilien geworden. — CARTIER (1874), der auch bei den Geckotiden Hautverknöcherungen feststellt, hält ebenfalls die äußerste Schicht der Epidermis für eine wahre Cuticula, die aus einem Verschmelzungsprozeß der Epidermiszellen hervorgegangen sei.

F. E. SCHULZE (1869) hat seine Studien hauptsächlich an Amphibien angestellt und ist zu dem Resultat gelangt, daß bei Amphibien der Abschluß der Oberhaut nach außen entweder durch eine „von den äußersten Zellen gebildete cuticulare Grenzschicht“ gebildet wird oder, wie bei vielen ausgewachsenen Amphibien, durch eine oder wenige Lagen verhornter Zellen. — Für das Zustandekommen der äußersten Grenzschicht nimmt SCHULZE zwei Möglichkeiten an. Erstens können die oberen Zellen eines geschichteten Epithels verhornen, oder die die Oberfläche erreichenden Zellen bilden, ohne ihr Plasma zu verlieren, eigentümliche Grenzsäume, die man als cuticulare bezeichnet.

SCHULZE hat auch die Epidermis der Coecilien untersucht und als äußerste Schicht der Epidermis nur verhornte Epithelzellen feststellen können, während LEYDIG bei denselben Tieren von einer deutlichen echten Cuticula spricht.

SCHULZE verneint nicht nur LEYDIGS Ansicht, sondern kommt zu dem Ergebnis, daß wahre Cuticularbildungen in den drei oberen Wirbeltierklassen überhaupt nicht vorkommen.

Auch KERBERT (1877) bestreitet die Auffassung LEYDIGS und bezeichnet dieses oberste Häutchen als „Epitrichialschicht“, da es aus schönen polygonalen Zellen zusammengesetzt ist, in welchen hier und da deutliche Spuren eines Kernes wahrnehmbar sind. Die Zellen der darunterliegenden Schicht sind mehr oder weniger rund und mit viel größeren Kernen versehen. Das Oberhäutchen ist eine „wahre Zellschicht, die in betreff ihrer Zellen merkwürdige Modifikationen darbietet; es kann aber durchaus keine Veranlassung bestehen, diese Epitrichialschicht wegen ihrer Struktur als eine Cuticula aufzufassen“. KERBERT hat seine Ansicht durch die Entwickelungsgeschichte der Epidermis zu bestätigen versucht. Nicht

nur bei Anguis fragilis und Platydactylus guttatus kommt Kerbert zu diesem Resultat, sondern auch bei den Lacertinen und bei Chamaeleon vulgaris.

Der zweite Teil seiner umfangreichen und interessanten Arbeit, welche neben den Studien Leydigs zu den wichtigsten Veröffentlichungen zu rechnen ist, welche uns über die anatomisch-histologischen Verhältnisse der Reptilienhaut Aufschluß geben, behandelt die Cutis mit ihren Ossifikationen und enthält auch die ersten genauen Angaben über deren Entwickelung, worüber bisher mit Ausnahme einer Arbeit Rathkes (1838) nichts bekannt war. — Leider ist die von Kerbert in Aussicht gestellte Arbeit über die Entwickelung der Hautknochen bei Anguis fragilis bis heute noch nicht erschienen, weshalb ich diese Lücke in der Kenntnis der Reptilienhaut durch meine Studien auszufüllen versuchte.

Batelli (1880) und Todaro (1879) kommen bei ihren Untersuchungen zu dem gleichen Resultat wie Kerbert. Auch sie betrachten die äußerste Schicht der Epidermis als Epitrichialschicht und nicht als Cuticula. — Eine ganz ausführliche Arbeit über die embryologischen, anatomisch-histologischen und systematischen Verhältnisse der ganzen Klasse der Reptilien gibt uns K. C. Hoffmann (1890) in Bronns „Klassen und Ordnungen des Tierreichs". Besonders möchte ich seine interessanten Untersuchungen über die Saurier und Krokodile hervorheben.

Hoffmann findet in bezug auf das Integument eine große Aehnlichkeit zwischen Sauriern und Krokodilen. Bei beiden ist die äußere Haut aus zwei Teilen, Epidermis und Cutis, zusammengesetzt. Hoffmann, der sich mit Ausnahme der Auffassung der äußersten Schicht der Epidermis — auch er hält sie, wie bereits Kerbert, Batelli und Todaro für eine Epitrichialschicht — bei seinen Studien auf Leydig stützt, teilt ebenfalls die Cutis der Saurier und Krokodile in drei Hauptschichten ein: eine Grund- oder Hauptmasse nebst zwei Grenzschichten. Bei beiden Ordnungen liegen die Hautknochen in dem lockeren Bindegewebe der Cutis direkt unter dem Rete Malpighii und nehmen ihren Ursprung in den unteren und mittleren Schichten der Cutis, von wo sie allmählich nach oben hin sich ausdehnen.

Bei allen jetzt lebenden Krokodilen können wir zwei deutlich verschiedene Arten von „Hautbewaffnung" wahrnehmen, nämlich Hornplatten und Knochenscheiben oder -schuppen. Bei sämtlichen Krokodilen finden wir Hornplatten und Knochenschilder in der Gegend des Rückens; am Bauche dagegen nur Hornschuppen mit

Ausnahme von den Gattungen Caiman und Jacare, wo HUXLEY das Vorhandensein von Knochenschildern feststellte. — HOFFMANN schließt sich bei diesen Untersuchungen über die Krokodile an RATHKE an, der im Jahre 1866 zum erstenmal über die Entwickelung und den Körperbau der Krokodile berichtete, wobei seine Untersuchungen über den Körperbau heute noch von allgemeiner Geltung sind.

Die eingehenden Studien über die Schildkröten, welche HOFFMANN uns ferner in seinem trefflichen Werke „Reptilien" liefert, gehören mit zu den umfassendsten und genauesten Arbeiten, welche überhaupt über die Anatomie und Histologie dieser Tierklasse vorliegen. Ich werde bei meinen Untersuchungen über die Cutisverknöcherungen bei den Schildkröten darauf näher eingehen.

LWOFF (1884), welcher sich eingehend mit der histologischen Untersuchung der Haut der Krokodile beschäftigt hat, kommt im wesentlichen zu den gleichen Resultaten wie HOFFMANN. Bezüglich der Epitrichialschicht, die doch schon gleich bei der ersten Häutung abgeworfen wird und weder eine morphologische noch eine histologische bestimmte Charakteristik hat, glaubt LWOFF, daß kein Grund vorliegt, die Epitrichialschicht bei den ausgewachsenen Reptilien von der Hornschicht abzusondern; eine Ansicht, der sich, wie wir später sehen werden, VOELTZKOW bei seinen Studien über die Entwickelung der Krokodile vollständig anschließt. — Ganz interessante und zum Teil neue Aufschlüsse über die Entwickelungsgeschichte der Reptilien, speziell auch über die Biologie der Krokodile, finden wir in der ausgezeichneten Arbeit von A. VOELTZKOW (1899), welcher diese wichtigen Studien während eines 6-jährigen Aufenthaltes (1889—1895) in Majunga auf Madagaskar ausführte [1]).

---

1) Ich werde mit einigen Sätzen den Inhalt des biologischen Teiles des umfangreichen Werkes wiederzugeben versuchen.

Die Weibchen von Crocodilus madagascariensis GRAND. sind von gedrungener Gestalt und erreichen nicht die Größe der Männchen, von denen VOELTZKOW Exemplare bis zu 4 m Länge erlegen konnte. Die durchschnittliche Größe der reifen Tiere, die nicht vor dem 10. Jahre geschlechtsreif werden, beträgt 3—3$^1/_2$ m. Das verhältnismäßig größte Wachstum findet in den 3 ersten Jahren statt; sodann verlangsamt sich das Wachstum.

Die Eiablage findet in den Monaten August und September statt. Die Krokodile suchen sich hierzu eine trockene, sandige Stelle in der Nähe des Wassers. Die Ablage erfolgt während der Nacht; ist jedoch während derselben an keine bestimmte Stunde gebunden. Die Anzahl der Eier eines Geleges schwankt zwischen 20 und

VOELTZKOW behandelt die ganze Entwickelungsgeschichte der Tiere. Seine Angaben über die Hautbedeckung der Krokodile bestätigen im wesentlichen die Befunde von LWOFF. — VOELTZKOW schließt sich auf Grund seiner Beobachtungen dem Ausspruch LWOFFS an, daß man keinen Grund hat, die äußerste Schicht der Epidermis bei ausgewachsenen Reptilien von der Hornschicht zu unterscheiden. Hautverknöcherungen sind bei dem eben ausgeschlüpften Tier noch nicht zu beobachten.

Die einzigen, in der gesamten Literatur über die Krokodile vorhandenen Abbildungen von Knochenplatten finden wir in einer Arbeit von P. MATSCHIE (1897) im „Hausschatz des Wissens". Ich komme auf diese Bilder im VI. Abschnitt meiner Arbeit zurück.

In seiner Arbeit „Ueber die äußere Bedeckung der Lacertilier" (1899) gibt uns SOKOLOWSKY einen Beitrag zur Phylogenie der Lacertilien. Auf Grund seiner Untersuchungen gelangt SOKOLOWSKY zu dem Resultat, daß sich die Schuppen der Lacertilien auf die Körnerpapillen der Geckoniden zurückführen lassen. „Sie sind in ihrer höheren Ausbildung Modifikationen einfacher, zuerst durch radial-symmetrisches Wachstum entstandener Papillen. Ueberreste dieses primitiven Hautkleides lassen sich selbst bei Formen mit vortrefflich entwickelten Schuppen nachweisen."

---

30 Stück. Die Eier liegen in Schichten übereinander und werden dann von dem Muttertier sorgfältig mit einer Sandschicht von 1—2 m zugescharrt, und wird der Boden derart geebnet, daß die Gruben von außen absolut nicht kenntlich sind.

Die Entwickelung im Ei dauert normalerweise ungefähr $2^1/_2$ Monate, und haben die Tiere nach 2 Monaten schon die definitive Gestalt erreicht. Das Auskriechen erfolgt noch während der trockenen Jahreszeit. Etwa 3 Tage vor dem Auskriechen geben die jungen Tiere helle Laute von sich, mit denen sie die Krokodilmutter auf das bevorstehende Auskriechen aufmerksam machen. Das Muttertier, das jeden Tag dem Nest einen Besuch abstattete, erleichtert nun durch Forträumen des Sandes das Auskriechen der Jungen. Ist das geschehen, so werden die Jungen von der Krokodilmutter zum Wasser geleitet.

Dem Prozeß des Auskriechens geht eine völlige Drehung des Embryos voraus, so daß das junge Tier nur mit der Schnauzenspitze gegen das eine Ende des Eies stößt. Das Durchbohren der Eihülle geschieht mittels des Eizahnes (zweizackig und von $^1/_2$ bis $^3/_4$ mm Höhe); er wirkt wie ein Bohrer. Das eben ausgeschlüpfte Tier hat schon die beträchtliche Größe von 28 cm.

E. HAECKEL (1894) betont die Bedeutung der Hautverknöcherungen für die phylogenetische Entwickelung der Reptilien. Die Knochenschuppen der Reptilien, welche von den Schuppen der gepanzerten Stegocephalen abzuleiten sind, erfahren verschiedene Veränderungen, welche mit der Ausbildung der Hornschuppen zusammenhängen. Knochenschuppen und Hornschuppen erreichen ihre höchste Ausbildung bei den Krokodilen und den Schildkröten. Bei den Ophidiern und den meisten Eidechsen ist die Knochenschuppe vollständig verloren gegangen. Auch bei den Ascalaboten werden die Knochenschuppen sehr stark zurückgebildet[1]). Bei den Scincoiden stehen die Hautverknöcherungen, welche hier recht gut erhalten sind, in enger Beziehung zu den darüberliegenden Hornschuppen. — Auch B. HALLER (1904) stellt in seinem „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie" phylogenetische Betrachtungen an über die doppelte Beschuppung der Reptilien, welche in Anpassung an das Landleben erworben ist. — Im wesentlichen zu den gleichen Resultaten gelangt C. GEGENBAUR (1898), welcher seine Untersuchungen über die „Hartgebilde des Integuments" an Ascalaboten, Scincoiden, Krokodilen und Cheloniern angestellt hat. GEGENBAUR fand, daß bei den Ascalaboten die Hautverknöcherungen in Rückbildung begriffen sind. Während bei den Cheloniern die Knochenplatten zu den darüberliegenden Hornplatten in keinerlei Beziehung stehen, sondern ganz willkürlich angeordnet sind, können wir bei den Krokodilen eine enge Korrelation zwischen den Knochenschuppen und den dazu gehörenden, darüberliegenden Hornschildern feststellen.

F. MAURER (1895) bestätigt die Angaben GEGENBAURS, daß die Knochenschuppen bei den Reptilien zum größten Teil rückgebildet werden, ja bei einer großen Anzahl von Reptilien überhaupt gar nicht mehr vorkommen. Der Verhornungsprozeß in der Epidermis ist im allgemeinen sehr intensiv. Durch Vermehrung der Zellschichten wird eine bedeutende Verdickung der Oberhaut hervorgebracht. Die Verdickung ist aber an den verschiedenen Körperstellen sehr ungleich.

F. KRAUSS (1906) untersuchte bei Sauriern und Krokodilen den Zusammenhang zwischen der Epidermis und der Cutis. Er

---

1) HAECKELS Ansicht, daß die Cutis der Ascalaboten völlig unverknöchert sei, wird durch die Befunde von LEYDIG, CARTIER, GEGENBAUR und später von H. OTTO widerlegt. Letzter Autor konnte bei einigen Vertretern noch ein ganz gutes Dermalskelett feststellen (s. OTTO, 1908, p. 232—239).

geht von dem Umstand aus, daß zwischen Oberhaut und Cutis sich ein meist mächtiges Lager von Pigment einschiebt, durch welches die Epidermis-Cutisgrenze mannigfachen Veränderungen unterworfen ist. Krauss meint, daß „die bei den Reptilien vorhandenen, vielfach ursprünglichen Verhältnisse geeignet sind, den Weg zu einer Klärung der bei den höheren Tieren vorhandenen Verhältnisse zu ebnen". Seine Studien beziehen sich auf: Anguis fragilis, Gongylus ocellatus, Lacerta agilis, Lacerta muralis und vivipara; Hatteria punctata und Alligator lucius. Krauss gelangt zu folgenden Resultaten: „Es existiert ein Stadium, wo die Entwickelung der Cutis bei den Embryonen der untersuchten Reptilien von dem basalen Protoplasmagebiet der Epidermiszellen ausgeht. Die Epithelfasern der Epidermiszellen stehen in innigem Zusammenhang mit subepithelial gelegenen Bindegewebsfasern (die obere Schicht der Cutis), welche sich im Protoplasmagebiet der basalen Epidermiszellen entwickelt haben." Krauss betrachtet diesen Zusammenhang als einen kontinuierlichen.

Auf diese Spezialfrage von Krauss habe ich mich nicht näher eingelassen. Ich konnte bei meinen sämtlichen Präparaten von Anguis fragilis und Gongylus ocellatus die scharfe Grenze zwischen Epidermis und Cutis wahrnehmen in Gestalt einer durchscheinenden hellen, gegen Farbstoffe indifferenten Membran, für die ich den schon von Leydig erwähnten Namen „Glashaut" beibehielt. Ob dieser Membran, welche nach Lwoff und Krauss mit leistenförmigen Fortsätzen ausgefüllt sein soll, die eine innige Verbindung zwischen Epidermis und Cutis vermitteln, wirklich jene große Bedeutung für die Histologie des Integuments der drei höheren Wirbeltierklassen zuzuschreiben ist, wie dies Lwoff und Krauss ausdrücklich hervorheben, entzieht sich meiner Betrachtung.

Da bis jetzt bei den Untersuchungen des Integuments der Reptilien die epidermoidalen Horngebilde eine weit eingehendere Beachtung fanden als die Hautverknöcherungen, so wurde die Arbeit von H. Otto (1908) mit großem Interesse aufgenommen, weil sie uns eine ganz eingehende Beschreibung der Beschuppung der Brevilinguier und Ascalaboten gibt.

Neun verschiedene Arten der Brevilinguier und vier Ascalaboten hat Otto zu seinen Studien verwandt. Neben einer gründlichen Beschreibung der Knochenschuppen der einzelnen Arten, hat Otto auf Grund der verschiedenen Formen der Knochenschuppen einen Stammbaum konstruiert, welcher die phylogenetische Verwandtschaft der untersuchten Saurier darstellen soll. Von Be-

deutung hierfür ist der Umstand, daß wir bei den Brevilinguiern neben den Knochenschuppen, bestehend aus einer einzigen mächtigen Knochenplatte, auch noch solche vorfinden, welche sich aus verschiedenen, mosaikartigen Knochenplättchen zusammensetzen. Beide Arten von Knochenschuppen entsprechen aber stets den sie überdeckenden Hornschuppen. Sämtliche Cutisknochenschuppen waren bei den Brevilinguiern stark entwickelt. — Bei den Ascalaboten, wo die Hautverknöcherung in Rückbildung begriffen ist und nur noch bei wenigen Arten vorhanden ist, besteht zwischen den Knochenschuppen und den darüberliegenden Hornschuppen keine bestimmte Beziehung mehr. Bei Tarentola mauritanica sind die kleinen Kalktäfelchen, von größtenteils rhombischer Gestalt, ganz und gar unabhängig von den sie überdeckenden Horngebilden in der Cutis eingelagert.

Die ursprüngliche Art der Beschuppung haben wir nach OTTO in der Schuppe vor uns, „in der eine einzige Knochenplatte (die Knochenschuppe) einer sie überdeckenden Hornschuppe entspricht“, wie es bei Anguis, Pseudopus und Zonurus der Fall ist. Die mosaikartigen Knochenschuppen der Scincoiden (Lygosoma, Scincus, Mabuia, Acontias, Gongylus und Seps) sind als sekundäre Spaltungen der ursprünglichen Knochenschuppe anzusehen, phylogenetisch zurückzuführen auf Anpassung an eine größere Biegsamkeit der Schuppe.

Ferner versucht OTTO eine Homologisierung der Knochenschuppen der Reptilien mit denjenigen der Stegocephalen und Dipnoer. Er hält es für möglich, daß die Knochenschuppe, wie wir sie bei Anguis und den Zonuriden finden, noch die alte Amphibienschuppe ist. Die auffallende Aehnlichkeit, welche auf Längsschnitten durch die Haut von Anguis fragilis (OTTO 1908, Textfig. 28) und Cyprinus carpio (HASE 1907, Taf. XL, Fig. 33) zu erkennen ist, veranlaßt OTTO zu der Vermutung, daß die ursprünglichen Reptilienschuppen auch den Schuppen der Teleosteer und Ganoiden entsprechen können, denen doch die Schuppen der Stegocephalen und Dipnoer homolog sind. — Ich werde in meiner Arbeit noch näher auf diese phylogenetischen Betrachtungen zu sprechen kommen [1]).

---

1) Erst nach dem Abschluß meiner Untersuchungen erschien die Publikation von W. J. SCHMIDT (1910) über „Das Integument

Die neue, umgearbeitete und stark vermehrte 7. Auflage der „Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere“ von R. Wiedersheim (1909) bringt zwar keine neuen Aufschlüsse über das Integument der Reptilien, enthält aber eine interessante Zusammenstellung über das Hautskelett von den Stegocephalen an bis zu den rezenten Formen der Reptilien (cf. Wiedersheim, p. 50—54).

Aus der paläontologischen Literatur erwähne ich hier das bekannte vortreffliche „Handbuch“ von K. A. Zittel (1887—1890) und die für das vorliegende Problem wichtigen Arbeiten von O. Fraas (1877) und Eb. Fraas (1896 und 1903) über die Saurier der deutschen Triasperiode.

III. Die embryonale Entwickelung der Knochenschuppen bei Anguis fragilis L.

(Hierzu Fig. 1—3 und Textfig. 1 u. 2.)

Man weiß schon durch die Arbeiten von Leydig, Kerbert und Otto, daß bei den Blindschleichen (Anguis fragilis L.) unter der Hornschuppe eine einheitliche Knochenschuppe liegt; aber über die Entwickelung der Knochenschuppe bei Anguis fragilis besitzen wir nur wenig Mitteilungen. Abbildungen liegen bisher überhaupt nicht vor. Kerbert, welcher in seiner umfangreichen und interessanten Arbeit über „Die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere“ (1877) eine genaue Beschreibung der Knochenschuppe gab, hat auch Untersuchungen über die Entwickelung der Schuppen angestellt; aber die von ihm in Aussicht gestellte Arbeit über die Entwickelung der Knochenschuppe bei Anguis fragilis ist bis jetzt noch nicht erschienen. Von einem anderen Autor ist dieses Thema nicht wieder behandelt worden.

Als Material dienten mir einige Exemplare von Anguis fragilis von verschiedener Länge, darunter ein solches, welches das Stadium direkt nach dem Ausschlüpfen darstellt[1]).

---

von Voeltzkowia mira Bttgr.“. Seine Befunde schließen sich an diejenigen von Otto bei den Scincoiden an. In theoretischer Hinsicht weicht W. J. Schmidt von der Ansicht Ottos ab, worauf ich im Schlußkapitel meiner Arbeit zurückkomme.

1) Das Alter der von mir untersuchten Exemplare von Anguis fragilis konnte ich nicht ermitteln. Ich kann daher auf die Bemerkung Leydigs, daß einjährige Tiere noch keine Spur von „Kalkklümpchen“ zeigten, sogar bei 2-jährigen erst Spuren von Kalkkörpern vorhanden sind, nicht näher eingehen.

Bezüglich der Beschreibung der Knochenschuppen und deren Entstehung in der Cutis sind sich im wesentlichen alle Autoren einig. Die Epidermis ist gänzlich unbeteiligt an dem Entstehen der Knochenschuppe, welche sich in den unteren und mittleren Schichten der Cutis bildet und erst allmählich sich mehr der Oberfläche nähert. Die Knochentafeln sind Verknöcherungen der Lederhaut. OTTO hat uns in seiner Arbeit „Die Beschuppung der Brevilinguier und Ascalaboten" (1908) eine eingehende Beschreibung nebst Abbildung der Knochenschuppe von Anguis fragilis gegeben.

Die Knochenplatte, welche tief in die Cutis hineinragt, ist auf allen Seiten von dichtem Bindegewebe umgeben, welches eine sogenannte „Schuppentasche" bildet. Ferner geht das Bindegewebe durch die sogenannten „Markkanäle" oder „HAVERSschen Kanäle" durch die Schuppe hindurch. Die Kanäle, welche in großer Anzahl die Knochenschuppe durchziehen, dienen zur Ernährung und sind mit Blutgefäßen, Pigment und Nerven ausgefüllt.

Zur Zeit, da die Schuppenbildung beginnt, ist die Haut noch dünn; sie besteht aus der Epidermis und der Cutis (Fig. 1).

Von der Epidermis, an der mehrere Schichten zu unterscheiden sind, ist besonders die äußerste Schicht nach den Untersuchungen von LEYDIG von größter Wichtigkeit geworden für die Systematik (LEYDIG); sie bietet nach KERBERT „interessante Verhältnisse bei den drei höheren Wirbeltierklassen dar". Aber gerade diese äußerste Schicht war der Gegenstand heftiger Kontroversen. LEYDIG und mit ihm CARTIER faßten dieselbe als wahre Cuticula auf. Eine eingehende Erörterung dieser Frage und eine gründliche Widerlegung dieser Ansicht von LEYDIG und CARTIER gab uns KERBERT, welcher die äußerste Schicht der Epidermis als Epitrichialschicht auffaßte und jedwede cuticulare Bildung leugnet. Unter der Epitrichialschicht versteht KERBERT „diejenige oberflächliche embryonale Schicht der Epidermis, welche entweder allmählich oder teilweise vor oder nach der Geburt der Tiere verloren geht (Säugetiere, Vögel), oder welche mit der eigentlichen Hornschicht nach der Geburt bei der ersten Häutung abgeworfen wird (Reptilien und Amphibien)." Bereits F. E. SCHULZE (1869) hatte nachgewiesen, daß bei ben drei höheren Wirbeltierklassen von einer Cuticula überhaupt nicht die Rede sein kann, also auch die Ansicht LEYDIGS von der äußersten Epidermisschicht abzulehnen ist. Auch BATELLI, TODARO und K. C. HOFFMANN kommen bei ihren Untersuchungen über die äußerste Schicht der Epidermis zu den

gleichen Resultaten wie KERBERT. — Die Epitrichialschicht KERBERTS tritt in der dritten Entwickelungsperiode[1]) des Embryos von Anguis fragilis auf und besteht aus polygonalen Zellen, in welchen hier und da deutliche Spuren eines Kernes wahrnehmbar sind. Auf Textfig. 12, welche einen Längsschnitt durch die Haut eines Ophidierembryos darstellt, läßt sich die Angabe KERBERTS völlig bestätigen. Ich werde an betreffender Stelle nochmals näher darauf zu sprechen kommen.

Bei fortschreitender Entwickelung verlieren die Zellen der Epitrichialschicht auf der freien Schuppenfläche ihre Kerne, die Zellenschichten platten sich immer mehr ab und verhornen. In der auf Anguis fragilis von 13 cm Länge bezüglichen Textfig. 2 sehen wir oben die dünne Epitrichialschicht, welche nach unten bei starker Vergrößerung eine etwas unregelmäßige gezähnte Kontur besitzt; darunter die Hornschicht. KERBERT hat die ganze Schicht unterhalb der Epitrichialschicht „Stratum corneum“ genannt wegen der in den oberen Lagen der Hornschicht befindlichen Zellen mit fein- und grobkörnigem Inhalt (Stratum granulosum BATELLIS). Ich habe für die ganze Schicht unterhalb der Epitrichialschicht den Namen „Hornschicht“ beibehalten. In Fig. 1 läßt sich deutlich der körnige Inhalt wahrnehmen. Unter der Hornschicht folgt, wie uns sämtliche Figuren dieses Kapitels zeigen, eine hellere durchscheinende Schicht, welche sich durch ihr Verhalten gegen Farbstoffe auszeichnet. Während das Plasma des Rete Malpighii *(RM)* sich durch Alaunkarmin intensiv rot färbt, verbleibt die darüberliegende Schicht hell und durchscheinend. Bereits DE FILIPPI hat diese Schicht erkannt und sie als „Stratum lucidum“ bezeichnet und als selbständige Schicht beschrieben. KERBERT hat jedoch den Beweis geliefert, daß diese Schicht einen Teil der Hornschicht ausmacht, da sie bei der Häutung mit letzterer abgestoßen wird. Die Grenze zwischen Hornschicht und Rete Malpighii liegt nicht über dem Stratum lucidum, sondern unterhalb. Nach BATELLI zeigt aber das Stratum lucidum KERBERTS, welches er als „inter-

---

1) Bezüglich der Einteilung der verschiedenen Entwickelungsperioden der Embryonen von Sauriern und Ophidiern, welchen KERBERT dieselbe Einteilung in Entwickelungsperioden zugrunde legt, welche bereits RATHKE in seiner Arbeit über die „Entwickelungsgeschichte der Natter“ (1839) aufgestellt hat, verweise ich auf die Anmerkung, welche ich bei der Beschreibung des Ophidierembryos auf p. 772 in Kap. V: „Ueber die segmentale Anordnung der Schuppen der Saurier und Ophidier“, angeführt habe.

mediäre Schicht“ bezeichnet, keine konstante Existenz. Auf Textfig. 2 sehen wir die Ansicht Batellis bestätigt. Die Zellen der obersten Zellschichten des Stratum lucidum *(strl)* (ich habe der besseren Uebersicht wegen diesen Ausdruck beibehalten, obwohl ich mich völlig der Ansicht Batellis anschließen kann) sind mehr oder weniger abgeplattet, werden nach der Tiefe zu größer und rund, zeigen deutlich ausgeprägte Kerne und gehen in die großen runden bis zylindrischen Zellen des Rete Malpighii über. Das Rete Malpighii *(RM)* besteht aus mehreren Reihen von Zellen. Zu oberst oval, nehmen die Zellen runde Gestalt an mit deutlich wahrnehmbaren Kernen. Die unterste Schicht besitzt mehr oder weniger zylindrische Zellen mit äußerst großen Kernen, die öfters Kernteilung erkennen lassen (Textfig. 2).

Während das Pigment beim Embryo noch in die Epidermis hineinreicht in Form von fein verästelten hellen Pigmentzellen, finden wir bei dem ausgewachsenen Tier von diesen Pigmentzellen in der Epidermis nichts mehr vor. Das Pigment ist in die oberste Grenzschicht der Cutis hinuntergerückt.

Wie uns Fig. 1 zeigt, finden sich in der untersten Schicht des Rete Malpighii noch stark verästelte Pigmentzellen *(pigz)* vor. Kerbert bezeichnet diese Pigmentzellen als „wandernde Bindegewebszellen“, welche „in die Epidermis eindringen, sich hier verzweigen und Pigmentkörnchen bilden“.

Die Cutis *(cut)* in der Haut einer 6—7 cm langen Blindschleiche, welche uns Fig. 1 im Längsschnitt wiedergibt, besteht noch zum größten Teil aus embryonalem Bindegewebe mit großen rundlichen, öfters anastomosierenden Zellen *(anast. biz)*. Nur in den unteren Lagen, in denen auch dunkle Pigmentzellen *(pigz)* eingelagert sind, finden wir schon Fibrillenbildung *(bifib)* und spindelförmige Zellen. Besonders in der obersten Grenzschicht der Cutis finden wir ein derberes Bindegewebe mit großen runden Zellen, die sich hauptsächlich direkt unter dem Pigment zusammendrängen. Ihre Kerne sind ziemlich groß und reichlich mit Plasma umgeben. Aus dieser Anhäufung von Bindegewebszellen geht die Anlage der Knochenschuppe hervor, wie wir in Fig. 2 sehen werden (Fig. 2 *kns*). Es darf daher dieses Stadium als das erste Entwickelungsstadium der Knochenschuppe bezeichnet werden (Schuppenkeim, Fig. 1 *sk*).

Ganz besondere Beachtung verlangt das Integument einer 13 cm langen Blindschleiche, welches wir in Fig. 2 und den Textfig. 1 und 2 in Längsschnitten vor uns haben. Außer den

Vorgängen des Häutungsprozesses zeigen uns die Bilder ferner, daß wir an ein und demselben Tiere zwei verschiedene Stadien der Entwickelung der Knochenschuppe feststellen können.

Die Struktur der Epidermis ist von der in Fig. 1 abgebildeten wesentlich verschieden, weshalb ich sie mit einigen Sätzen näher erläutern muß. In Textfig. 2, welche uns ein stärker vergrößertes Bild der Strecke *a* von Fig. 2 darstellt, sehen wir zu oberst die längsgeschichtete Hornschicht *(hns)* mit der Epitrichialschicht *(ept)*, welche sich scharf gegen erstere abhebt und nach unten hin etwas gezähnt ist. Diese Zähne oder Erhebungen sind die Durchschnitte der „Längsleisten“ LEYDIGS (nach KERBERT). Unter der Hornschicht, welche bei der Häutung[1]) abgeworfen werden soll, wird schon jetzt wieder die neue Hornschicht gebildet, und zwar ist die Bildung der Epitrichialschicht immer der erste Vorgang bei der Entstehung der neuen Hornschicht, wie von KERBERT bereits nachgewiesen wurde (KERBERT 1877, Taf. 19, Fig. 30). Auch ich konnte dieselbe Beobachtung machen wie KERBERT. Unter der Hornschicht sehen wir die neue Epitrichialschicht *(e')*, welche sich recht deutlich von der darunterliegenden Schicht abhebt (Textfig. 2). Zwischen der neuen Epitrichialschicht und der Schleimschicht *(RM)*, welche aus drei Zellreihen besteht, entstehen dann durch Querteilung der Zellen des Rete Malpighii neue Zellen, welche zuerst rundlich sind, sich aber nach oben hin immer mehr abplatten, verhornen und so die neue Hornschicht bilden. Dieses Stratum lucidum besteht aus fünf Reihen Zellen, welche zu unterst große runde Zellen mit deutlichem Kern zeigen und allmählich in die Schleimschicht übergehen. Das Rete Malpighii befindet sich in beständiger Tätigkeit, aus ihm wird immer wieder durch Quer-

---

1) Bei sämtlichen Reptilien findet eine Häutung statt, wobei die Hornschicht entweder in einem zusammenhängenden Stück abgestreift wird (das „Natterhemd“ der Ophidier), oder auch in mehr oder weniger großen Lappen (Saurier). Auch Anguis fragilis streift nach Art der Schlangen bei der Häutung ein völliges „Natterhemd“ ab, trotz der Verkalkung der Lederhaut, wie bereits LEYDIG (1872) nachgewiesen hat und wovon ich mich selbst überzeugt habe. Die neue Hornschicht, welche bereits vor der Häutung entwickelt war, tritt nun nach der Häutung an die Oberfläche. „Bei den Sängetieren und Vögeln findet keine eigentliche Häutung statt, sondern die Hornschicht schilfert sich ab, d. h. die einzelnen Epidermisschüppchen werden unabhängig voneinander abgestoßen“ (KERBERT).

teilung seiner Zellen die neue Hornschicht gebildet, welche bestimmt ist, bei der Häutung abgeworfen zu werden. Die Schleimschicht wird daher auch häufig Keimschicht (Stratum germinativum) genannt. „Die Epidermis regeneriert beständig[1]); die Bildung der neuen Hornschicht ist bei den Reptilien eine Wiederholung der Epidermisbildung beim Embryo“ (KERBERT).

Eine sehr scharfe Abgrenzung zwischen der unteren Schicht des Rete Malpighii und der Cutis läßt sich auf der Textfig. 1 in Gestalt einer hellen durchscheinenden, gegen Farbstoffe unempfindlichen Membran feststellen *(glh)*. Diese Membran wird von den meisten Autoren als strukturlose Glashaut bezeichnet (die „homogene Glashaut“ LEYDIGS). Auf eine feinere Untersuchung dieser Membran habe ich mich nicht eingelassen und verweise daher auf die diesbezüglichen exakten Arbeiten von LWOFF (1884) und F. KRAUSS (1906).

Die Pigmentzellen, welche noch bei der 6—7 cm langen Blindschleiche (Fig. 1) stark verästelt in der untersten Epidermisschicht eingelagert waren, sind nun völlig aus der Epidermis verschwunden und in die oberste Grenzschicht der Cutis hinabgewandert, wo sie eine große Ausdehnung erreichen und tief schwarz gefärbt sind.

In der Cutis von einer 13 cm langen Blindschleiche finden wir, wie bereits oben erwähnt, das interessante Vorkommen zweier verschiedener Entwickelungsstadien der Knochenschuppe vor.

Textfig. 1 stellt uns einen Längsschnitt durch die dorsale Haut direkt hinter dem Kopfe von einer 13 cm langen Anguis fragilis dar, welche uns das zweite Entwickelungsstadium der Knochenschuppe vor Augen führt. Auf eine Beschreibung der Epidermis brauche ich nicht näher einzugehen, da ich das bereits schon ausführlich bei der Textfig. 2 getan habe und hier wiederum ganz genau die gleichen Verhältnisse vorliegen.

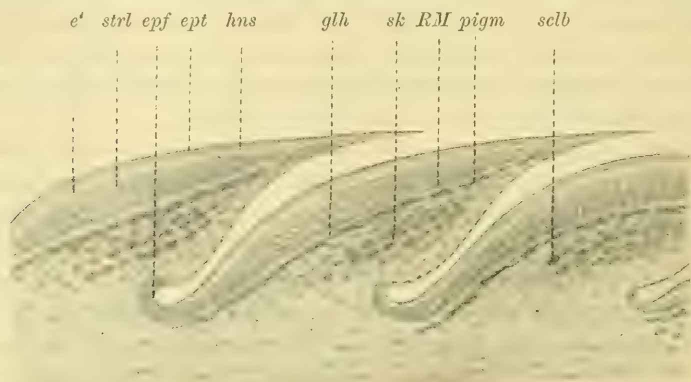
Der Zellhaufen direkt unter dem Pigment, wie wir ihn auf Fig. 1 bereits sehen konnten, hat sich bedeutend vergrößert und in die Länge gestreckt. Die Kerne der Zellen sind ziemlich groß und reichlich mit Plasma umgeben. In der Mitte des Zellhaufens lassen sich schon ziemlich deutlich Zellen erkennen, welche sich in zwei Längsschichten angeordnet haben und sich durch besonders

1) Die Tatsache der beständigen Regeneration der Epidermis gibt uns auch die Erklärung dafür, daß wir bei regenerierten Teilen, besonders des Schwanzes eines Reptils, oft eine ganz andere Zusammensetzung des Integuments vorfinden, als an anderen Körperstellen desselben Tieres.

große Kerne auszeichnen. Die Richtung verläuft ziemlich parallel der Richtung der darüberliegenden Hornschuppe.

Hase hat in seiner Arbeit „Ueber das Schuppenkleid der Teleosteer" (Jena 1907) bei seiner Untersuchung über die Entstehung der Teleosteerschuppe (ibd., p. 632—642) dieselben Zellhaufen und darinnen zwei besonders hervortretende Reihen von Zellen gefunden, welche er als Scleroblasten bezeichnet (Hase, Tafel 39, Fig. 25—27)[1]).

Auch ich werde den Ausdruck „Scleroblasten" *(sclb)* für die erwähnten Zellen beibehalten, da ja aus ihnen sich die Knochen-



Textfig. 1. Längsschnitt von Anguis fragilis (13 cm), Rückenstück (direkt hinter dem Kopf). Ok. 5, Oelimmersion Leitz $^1/_{12}$. *sk* Schuppenkeim.

schuppe entwickeln wird. Die Scleroblasten sind, wie bereits Hase hervorgehoben hat, modifizierte Cutiszellen und rein mesenchymatischen Ursprunges. Nach dem Rande des Schuppenkeimes *(sk)* zu gehen die Zellen allmählich wieder in die gewöhnlichen Cutiszellen über, aus denen sie sich entwickelt haben, indem die nach

---

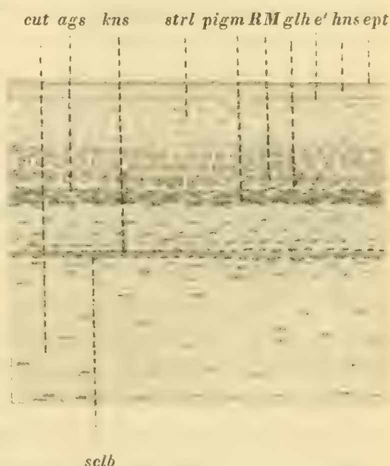
1) Auf die auffallende Uebereinstimmung der verschiedenen Entwickelungsstufen von Anguis fragilis mit der Entwickelung der Teleosteerschuppe, welche wir auf Schritt und Tritt verfolgen können, werde ich wegen ihrer phylogenetischen Bedeutung in dem Schlußkapitel meiner Arbeit nochmals eingehender zurückkommen.

Ich werde Gelegenheit haben, in diesem Kapitel des öfteren auf die Arbeit Hases zu sprechen kommen, weshalb ich mich zum Vergleich mit meinen Befunden auf die Kenntnis des Kapitels III nebst Figg. 21—34 der Arbeit von Hase berufen muß.

oben gerückten großen Bindegewebszellen sich umwandeln und Scleroblasten bilden. Die darunter gelagerte Cutis zeichnet sich durch längs- und querverlaufende Fibrillen mit teils länglichen, teils noch rundlichen Bindegewebszellen aus.

Das dritte Entwickelungsstadium der Knochenschuppe sehen wir in Fig. 2 und Textfig. 2, welche einen Längsschnitt durch den hinteren Teil der Rückenhaut derselben 13 cm langen Blindschleiche wiedergeben, welche wir soeben betrachtet haben.

Pigment ist in der Epidermis, welche ich bereits oben näher beschrieben habe, nicht mehr vorhanden, sondern lagert als gut entwickelte Schicht *(pigm)* mit verästelten dunklen Pigmentzellen in der obersten Grenzschicht der Cutis. — Zwischen den beiden sehr deutlich erkenntlichen Scleroblastenschichten tritt eine feine Platte von Hartsubstanz auf, welche völlig von den mesenchymatischen Scleroblasten eingehüllt ist. Es ist dies die junge Knochenschuppe (Fig. 2). Die Knochenschuppen decken sich schon regelrecht dachziegelartig. Diese dachziegelartige Lagerung der Knochenschuppen ist, wie wir das auch sehr deutlich bei der jungen Teleosteerschuppe sehen können (Hase, Tafel 40, Fig. 30), durch das Wachstum der Knochenschuppen bedingt. Die ganze Schuppenanlage, die nun nicht mehr direkt unter dem Pigment liegt, sondern deutlich das Bindegewebe der obersten Grenzschicht dazwischen erkennen läßt, wird von derberem Bindegewebe umgeben, welches ähnlich einer Tasche („Schuppentasche") die ganze Schuppe umschließt (Textfig. 2). Ferner sehen wir auf der Textfig. 2, welche eine stärkere Vergrößerung der Strecke *a* der Fig. 2 darstellt und zur näheren Betrachtung des Integuments dienen soll, unter dem derberen Bindegewebe, welches die Schuppe umschließt, die Hauptmasse der Cutis, welche sich durch



Textfig. 2. Anguis fragilis (13 cm), Rücken. Stärkere Vergrößerung der Strecke *a* von Fig. 2.

längs- und querverlaufende Fibrillen mit zahlreichen spindelförmigen Bindegewebszellen auszeichnet.

Ueberblicken wir nun nochmals die Befunde, welche wir bei Betrachtung des Integuments einer 13 cm langen Blindschleiche gewonnen haben, so sind wir wohl zu dem Schluß berechtigt, anzunehmen, daß die Schuppenentwickelung an ein und demselben Tier nicht an allen Stellen der Haut gleichmäßig auftritt, sondern daß wir eine allmähliche Entwickelung der Schuppen von dem hinteren Teil des Rückens nach dem Kopf zu annehmen können. Offenbar hat auch OTTO bei seinen Untersuchungen ein Hautstück aus den vorderen Partien des Rückens von Anguis fragilis benutzt, wenn er angibt, daß bei dem Exemplar von 13 cm Länge noch eine völlig unverknöcherte Cutis vorhanden war (OTTO, p. 206)[1]).

Die Schuppe wächst nun weiter, indem die an der Ober- und Unterseite der Knochenschuppe liegenden Scleroblasten Hartsubstanz abscheiden. In dem vierten Stadium, welches uns Fig. 3 zeigt, sehen wir nun die Knochenschuppe völlig ausgebildet in der Rückenmitte einer 16 cm langen Blindschleiche. Die Knochenschuppe stellt eine langgestreckte zierliche weiße Kalkplatte vor, welche mit ihrem Vorderende *(ve)* tief in die Cutis eindringt. Rings um die Schuppe zieht sich derberes Bindegewebe, welches die Schuppe in eine „Schuppentasche“ einschließt. Sehr deutlich sehen wir die dachziegelförmige Ueberlagerung der Knochenplatten. Unter den Schuppentaschen zieht ein Strang derberes, dunkles Bindegewebe hin, welches von Knochenplatte zu Knochenplatte verläuft und zahlreiche Bindegewebszellen einschließt. In dem darunterliegenden lockeren Bindegewebe der Cutis sind Blutgefäße *(gef)* und vereinzelte Pigmentzellen *(pigz)* eingelagert. Es kommt unter jede Schuppe ein Gefäß zu liegen. Den Abschluß des Bildes bildet ein Strang derberes Bindegewebe, welches bereits der unteren Grenzschicht *(ugs)* der Cutis angehört. — In bezug auf die Epidermis finden wir keine wesentlichen Veränderungen vor. Unter der gezahnten Epitrichialschicht liegt die Hornschicht, welche in ihrer obersten Lage noch zahlreiche Zellen

1) Ob die hier erwähnte Tatsache, daß zwei Entwickelungsstadien der Knochenschuppen an ein und demselben Tier auftreten, nur ein spezieller Fall ist, oder ob diese Erscheinung bei allen Exemplaren von Anguis fragilis von derselben Länge vorkommt, kann ich nicht näher entscheiden. Bei Anguis fragilis von 16 cm Länge ist die Knochenschuppe an allen Hautstellen ganz gleichmäßig entwickelt.

mit fein- und grobkörnigem Inhalt erkennen läßt. Die eigentliche Epidermis besteht wiederum aus mehreren Reihen von Zellen, welche direkt unter der Hornschicht stark abgeplattet und verhornt sind, weiter nach unten hin rundlich werden, zum Teil Kerne erkennen lassen und allmählich in die tiefrot gefärbte Schleimschicht übergehen, deren unterste Schicht aus mehr oder weniger zylindrischen Zellen mit großen Kernen besteht. Auch hier sehen wir die Epidermis durch die helle, durchscheinende Glashaut *(glh)* von der Cutis scharf getrennt, in deren oberster Grenzschicht eine stark verästelte schwarze Pigmentschicht liegt. — Die Epidermis bildet zwischen zwei Schuppen je eine Falte *(epf)*, an der das Bindegewebe etwas verdickt ist. Die Hornschicht geht nicht ganz bis zur Falte hinab, sondern läuft dünn aus und geht in die darunterliegende Epithelschicht über. Die Unterseite der Schuppe (Schuppenfuß, *schf*) ist mit einer Lage Plattenepithel *(plep)* bekleidet.

Ueber die weitere Weiterentwickelung der Knochenschuppe ist nur noch hinzuzufügen, daß die Knochenplatten sich immer mehr in die Breite ausdehnen. Das Bindegewebe umhüllt nicht nur die Knochenschuppe vollständig, sondern bildet auch eine ziemlich dicke Schicht über derselben, welche mit dem Bindegewebe der unteren Fläche der Knochenschuppe durch die sogenannten „Markkanäle“ oder „HAVERSschen Kanäle“ in Verbindung steht, die mit Blutgefäßen, Bindegewebe, Pigment und Nerven ausgefüllt sein können. Zur näheren Beschreibung der Knochenschuppe von Anguis fragilis verweise ich auf die Arbeit von KERBERT sowie auf die von OTTO, in welcher wir eine sehr gute Zeichnung der Knochenschuppe von Anguis fragilis vorfinden (OTTO, Tafel 9, Fig. 3 und p. 207, Textfig. 2). Die Textzeichnung, welche uns OTTO in seiner Arbeit als Längsschnitt durch die Rückenhaut eines Jugendstadiums von Anguis fragilis (23 cm lang) gibt (OTTO, p. 241, Textfig. 28), ist offenbar mit Absicht stark schematisiert gezeichnet, da sie uns weder Aufschluß gibt über die Zusammensetzung der Epidermis, noch über die feinere Struktur der Cutis; auch die bei Anguis fragilis von 16 cm Länge schon bei schwacher Vergrößerung scharf hervortretenden „Schuppentaschen“ sind nicht eingezeichnet.

Fassen wir zum Schluß nochmals die gewonnenen Befunde zusammen:

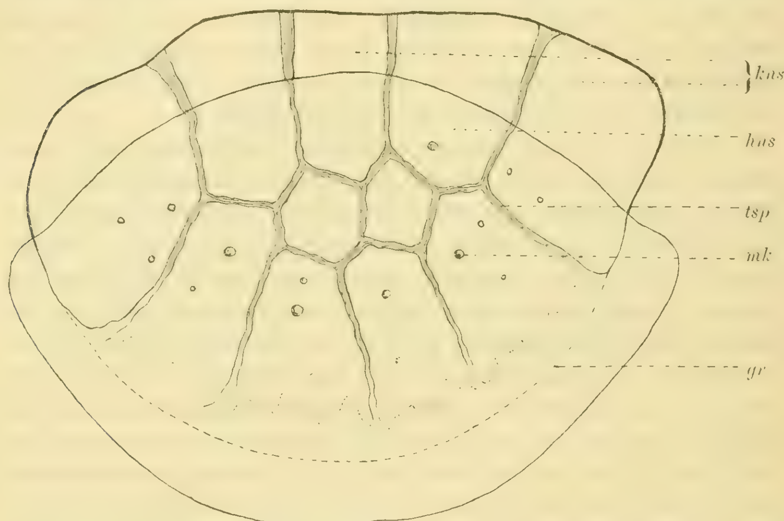
1) Der Schuppenkeim der Knochenschuppe, welcher zum ersten Mal bei einem Exemplar von 6—7 cm Länge auftritt, wird von Scleroblasten gebildet. Die Scleroblasten sind modifizierte Cutiszellen und rein mesenchymatischen Ursprungs.

2) Die weitere Entwickelung und Vergrößerung der Knochenschuppe geschieht dadurch, daß die den Schuppen direkt anliegenden Scleroblastenschichten die Hartsubstanz abscheiden.

IV. Die embryonale Entwickelung der Knochenschuppen bei Gongylus ocellatus FORSK.

(Hierzu Fig. 4—6 und Textfig. 3 u. 4.)

Ueber die Entwickelungsgeschichte der Knochenschuppen in der Haut von Gongylus ocellatus liegen bis jetzt keine Untersuchungen vor [1]). Die einzigen Mitteilungen, welche uns über die



Textfig. 3. Gongylus ocellatus. Schuppe aus der Dorsalseite des Schwanzes (erstes Schwanzdrittel). Aus: OTTO, 1908 (p. 218, Textfig. 9).

Cutisverknöcherungen bei Gongylus ocellatus bekannt sind, finden wir in der Arbeit von H. OTTO: „Die Beschuppung der Brevilinguier und Ascalaboten" (Jena 1908). OTTO hat die Knochen-

1) Die Notiz, welche F. KRAUSS in seiner Arbeit über den „Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei den Sauriern und Krokodilen" (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67, 1906) über Gongylus gibt und welche einige richtige Beobachtungen enthält, ist nur kurz und ohne jede näheren Angaben und Zeichnungen über die Knochenschuppen. KRAUSS hat sich eben nur eingehend mit der untersten Schicht der Epidermis und deren Fortsätze in die Cutis beschäftigt und verschiedene Zeichnungen davon gegeben.

schuppe von Gongylus ocellatus eingehend untersucht, und einige treffliche Abbildungen davon gegeben. Ich habe eine seiner Figuren (Otto, p. 218, Textfig. 9) hier wiedergegeben (Textfig. 3), um zu zeigen, wie die Knochenschuppe aus einem Mosaik von Knochenstücken sich zusammensetzt. Ueber die Entwickelung der Knochenschuppe berichtet er jedoch nichts, weshalb ich mir dieses Thema im Anschluß an meine Untersuchungen über die Entwickelung der Knochenschuppe von Anguis fragilis zur Aufgabe gestellt habe.

Als Material dienten mir einige Exemplare von Gongylus ocellatus von verschiedener Länge, darunter ein Exemplar von 4—5 cm Länge, welches, der Körperbeschaffenheit nach zu schließen, ein Stadium kurz nach dem Ausschlüpfen darstellen muß; genau konnte ich sein Alter nicht feststellen. Ferner ein etwas älteres Stadium von der gleichen Länge[1]), ein Exemplar von 9 cm Länge und ein solches von 15 cm Länge, das schon ein völlig ausgewachsenes Stadium vorstellt, welches aber wegen seiner voluminösen Knochenplatten schlecht zu schneiden und für meine histologischen Untersuchungen daher nicht zu gebrauchen war. Gongylus von 9 cm Länge reichte aber dafür schon völlig aus, da in ihm die Knochenplatten schon vollständig ausgebildet waren.

Auch hier wurden sämtliche Hautstücke in Celloidin-Paraffin eingebettet und mit Alaunkarmin gefärbt; Gongylus von 9 cm Länge mit Hämatoxylin-Ammoniumrubinpikrat.

Ich beginne mit der Beschreibung des genannten Jugendstadiums. Einen Längsschnitt durch das Hautstück aus der Rückengegend sehen wir in Fig. 4 wiedergegeben.

Da wir bei Gongylus ocellatus bezüglich der Epidermis die gleiche Zusammensetzung vorfinden, wie ich sie bereits ganz ausführlich bei Anguis fragilis (s. Kapitel III) besprochen habe, so kann ich mich darauf beschränken, nur die einzelnen Schichten der Epidermis, wie sie uns hier vor Augen liegen, aufzuzählen und wegen ihrer speziellen Struktur auf meine Befunde bei Anguis fragilis zu verweisen. Hervorheben will ich noch, daß meine sämtlichen Befunde über die Epidermis bei Gongylus ocellatus die Ansicht Kerberts vollständig bestätigen, daß die oberste, äußerste Schicht der Epidermis eine Epitrichialschicht ist und keine Cuti-

1) Ich habe das erste Exemplar zum Unterschied mit „Gongylus-Jugendstadium“ bezeichnet.

cula im Sinne von LEYDIG und CARTIER, wie uns das besonders Textfig. 4 deutlich erkennen läßt.

Kehren wir zur Betrachtung der Fig. 4 zurück. Unter der deutlich hervortretenden Epitrichialschicht *(ept)* liegt die Hornschicht *(hns)*. Darunter folgt (wie bei den von mir untersuchten Blindschleichen) die helle durchscheinende Schicht des Stratum lucidum *(strl)*, welches zu oberst aus verhornten und stark abgeplatteten, mit körnigem Inhalt ausgefüllten Zellen besteht. Nach unten werden diese Zellen allmählich größer, von runder Gestalt und zeigen deutliche Kerne. Diese Schichten gehen dann in das Rete Malpighii *(RM)* über, welches sich durch seine intensive Rotfärbung stark von den übrigen Schichten abhebt. Seine unterste Schicht enthält große ovale bis zylindrisch geformte Zellen mit großen Kernen. Eine scharfe Begrenzung der Epidermis gegen die Cutis können wir bei diesem Stadium noch nicht erkennen, da das stark entwickelte Pigment *(pigm)* mit seinen weit verästelten Zellen noch teilweise in der untersten Schicht des Rete Malpighii lagert. Direkt unter der Pigmentschicht, in den unteren Lagen der obersten Grenzschicht der Cutis *(ags)* finden wir eine Anhäufung von Zellen, welche sich durch ihre Größe und Inhalt stark von den übrigen Bindegewebszellen abheben. Ihre Kerne sind ziemlich groß und reichlich mit Plasma umgeben. Es ist das erste Entwickelungsstadium der Knochenschuppe von Gongylus ocellatus. Der Zellhaufen, die erste Anlage des Schuppenkeimes *(sk)*, ist in die Länge gestreckt und verläuft annähernd parallel mit der Richtung der darüberliegenden Hornschuppe. Deutlich treten in der Mitte des Schuppenkeimes Zellen hervor, welche in zwei Längsreihen angeordnet sind und besonders große Kerne einschließen. Es sind dies die bereits bei Anguis fragilis gefundenen und von HASE als Scleroblasten bezeichneten Zellen, welche mesodermalen Ursprungs sind und modifizierte Cutiszellen darstellen. An dem vorderen und hinteren Ende des Schuppenkeimes sowie an den beiden Seiten werden die Zellen allmählich kleiner und gehen schließlich in die gewöhnlichen Cutiszellen über, aus denen sie sich entwickelt haben. Auch lassen sich an den beiden Enden des Schuppenkeimes die beiden Längsreihen nicht mehr deutlich feststellen, da die Scleroblasten in einander übergehen und es daher schwer zu entscheiden ist, ob eine Zelle der oberen oder der unteren Schicht angehört.

Sehr auffallend tritt auch hier wieder die große Aehnlichkeit mit den Entwickelungsstadien der Teleosteerschuppe hervor, wie sie uns Hase auf Taf. 39, Fig. 25—27 seiner Arbeit „Ueber das Schuppenkleid der Teleosteer" dargestellt hat [1]).

Unter dem derben Bindegewebe, das sich gleich einem Strang durch die ganze Cutis zieht und Teilstränge in den Schuppenkörper hineinschickt, in denen wir die erste Schuppenanlage, den Schuppenkeim gelagert sehen, liegt das lockere Bindegewebe der unteren Grenzschicht *(ugs)* mit längs- und querverlaufenden Bindegewebsfasern und mit zahlreichen Bindegewebszellen. Diese Zellen sind teilweise noch rund und mit einem Kern versehen. Das derbere Bindegewebe bildet die Hauptmasse der Cutis. Unter dem lockeren Bindegewebe folgt die quergestreifte Muskulatur *(m)*.

Ein weiteres Stadium in der Entwickelung der Knochenschuppe führt uns Fig. 5 vor Augen. Es ist hier der Längsschnitt durch den Rücken eines 5 cm langen Gongylus ocellatus wiedergegeben. Die Epidermis zeigt das gewöhnliche Aussehen. Unter der Epitrichialschicht lagert die Hornschicht; darunter kommt das Stratum lucidum, dessen Zellen allmählich in die Schleimschicht übergehen. Auch hier reicht das stark verästelte Pigment noch deutlich in die unterste Schicht des Rete Malpighii hinein. Zwischen den beiden Scleroblastenschichten tritt die dünne Kalkplatte auf, welche parallel der Hornschuppe verläuft. Die dünne Knochenlamelle enthält schon Knochenzellen und ist außen von Scleroblasten umgeben. Die ganze Knochenschuppe wird von dem derben Bindegewebe der Hauptmasse der Cutis in eine „Schuppentasche" eingeschlossen. Das Vorderende der Knochenschuppe *(ve)* ragt tief in die Cutis hinein. Eine dicke Schicht aus faserigem Bindegewebe geht von einer Schuppentasche zur nächsten (Fig. 5). Zahlreiche Pigmentzellen liegen der unteren Fläche der Knochenschuppe nahe an.

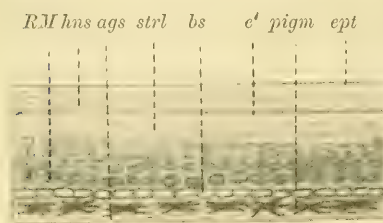
Das Wachstum der Knochenschuppe geschieht dadurch, daß die zu beiden Seiten der Knochenplättchen gelegenen Scleroblasten weiterhin Hartsubstanz abscheiden, wodurch die Knochenplatte verdickt wird und wobei auch einzelne Scleroblasten als Knochen-

---

1) Auf die phylogenetische Bedeutung der auffallenden Aehnlichkeit der Entwickelungsgeschichte der Teleosteerschuppe mit der Entwickelung der Schuppen der Brevilinguier, wie sie uns auch hier bei der Entwickelung der Knochenschuppe von Gongylus ocellatus klar vor Augen liegt, werde ich in dem Schlußkapitel meiner Arbeit nochmals zurückkommen.

zellen eingeschlossen werden. Wir erhalten schließlich als drittes Stadium ein Bild, wie es uns Fig. 6 als Längsschnitt durch die Rückenmitte eines 9 cm langen Gongylus ocellatus vorführt. Wir haben hier die völlig entwickelte Knochenschuppe vor uns, welche sich aus mehreren Kalkplatten von verschiedener Länge und Dicke zusammensetzt[1]). Die Kalkplatten sind von derbem Bindegewebe umhüllt und so in eine „Schuppentasche" eingeschlossen. Bei verschiedener Einstellung mit der Mikrometerschraube lassen sich auf den einzelnen Platten Vertiefungen und Pigmentzellen erkennen.

Betrachten wir die Epidermis der Textfig. 4 etwas näher, welche uns ein mit Oelimmersion gezeichnetes Bild von der äußeren Haut des Rückens desselben 9 cm langen Gongylus ocellatus vorstellt, welchen wir bereits durch Fig. 6 näher kennen lernten, so erkennen wir sofort, daß wir ein Tier vor uns haben, welches direkt vor der Häutung steht; denn wir sehen unter der Hornschicht bereits die neue Epitrichialschicht *(e')* deutlich entwickelt. Das Bild zeigt uns überhaupt eine große Aehnlichkeit mit Textfig. 2, welche wir auf p. 755 von dem Integument einer 13 cm langen Blindschleiche abgebildet finden.



Textfig. 4. Gongylus ocellatus (9 cm), Rücken. Ok. 5, Oelimmersion Leitz $^1/_{12}$.

Die Epitrichialschicht ist fein gezähnt und läßt sich deutlich von der darunterliegenden Hornschicht unterscheiden. In der Hornschicht *(hns)* können wir lange, stark abgeplattete Zellen wahrnehmen, welche in Schichten angeordnet sind. Die äußersten Partien sind vollständig verhornt.

Zwischen der neuen Epitrichialschicht und der Schleimschicht, welche sich auch hier durch intensive Rotfärbung auszeichnet, liegt das Stratum lucidum, welches aus zwei Zellreihen besteht, von denen die äußerste stark abgeplattet ist und sich in Verhornung befindet. Das Stratum lucidum geht allmählich in das Rete Malpighii über, welches aus 4 Reihen von runden und ovalen Zellen mit großen Kernen besteht. Es läßt sich oft Kernteilung wahr-

1) Die in der Figur angegebenen Trennungen sind aber zum Teil Bruchstellen, da die dicken Knochenplatten beim Schneiden leicht durchbrechen.

nehmen. Eine deutlich ausgeprägte Basalschicht *(bs)*, welche sich nicht färben ließ und daher hell und durchscheinend erscheint, trennt die Epidermis von der darunterliegenden Cutis. Die Schicht hat einige Aehnlichkeit mit einer einfachen Lage von Pflasterepithel mit annähernd kubischen Zellen, weist aber keine Kerne auf. Bei keinem anderen Exemplar von Gongylus ocellatus konnte ich diese Basalschicht erkennen, auch fand ich nirgends Angaben über ihren histologischen Bau und ihre Bedeutung. Pigment ist von jetzt an in der Epidermis nicht mehr vorhanden, wohl aber liegen wohlausgebildete schwarze Pigmentzellen in der obersten Grenzschicht der Cutis *(ags)*. Die oberste Grenzschicht der Cutis besteht aus hellen, sich schlecht färbenden, feinen Bindegewebsfasern, die dicht bis zur Basalmembran heranreichen.

Wenn wir nun zum Schluß nochmals die Befunde zusammenfassen, so können wir folgende Punkte hervorheben:

1) Der Schuppenkeim der Knochenschuppe von Gongylus ocellatus, welcher zum erstenmal bei einem „Jugendstadium" von 4—5 cm Länge erscheint, wird von Scleroblasten gebildet.

2) Diese Scleroblasten sind rein mesenchymatischen Ursprungs.

3) Die Epidermis ist völlig unbeteiligt bei der Bildung der Knochenschuppe.

4) Der weitere Verlauf der Entwickelung wird bedingt durch das Abscheiden von Hartsubstanz, welches die Scleroblasten besorgen.

5) Diese Art der Zusammensetzung der Knochenschuppe ist charakteristisch für die ganze Familie der Scincoiden, wie Otto für Scincus, Gongylus, Seps, Lygosoma, Aconthias und Mabuia nachgewiesen hat, was ich noch durch Hinzufügung von Ablepharus (s. Textfig. 11) in Kapitel V „Ueber die segmentale Anordnung der Schuppen der Saurier und Ophidier" ergänzen kann.

V. Ueber die segmentale Anordnung der Schuppen der Saurier und Ophidier.

(Hierzu Textfig. 5—13.)

Zu diesen Untersuchungen wurde ich hauptsächlich angeregt durch die Arbeit von A. Hase[1]), welcher die Beobachtung machte, daß die Schuppen vieler Knochenfische segmental angeordnet sind.

1) A. Hase, Ueber das Schuppenkleid der Teleosteer, p. 642 bis 654. (Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 42, 1907.)

Soweit mir die Literatur zugänglich war, konnte ich feststellen, daß bis in die neueste Zeit kein Autor die Frage der segmentalen Anordnung der Schuppen bei den Reptilien erhoben hat. Nur H. Otto[1]) erwähnt in seiner Arbeit ein einziges Mal die auffallende Beziehung der Schuppenreihen zu den Körpersegmenten bei der Beschuppung des Gongylus ocellatus. Vor kurzem erschien eine Arbeit von W. J. Schmidt[2]) über „Das Integument von Voeltzkowia mira Bttgr.", einer fußlosen, zu der den Scincoiden nahestehenden Familie der Anelytropiden gehörende Echse. In dieser Schrift wird unter Bezugnahme auf die Arbeiten von Hase und Otto die Beobachtung mitgeteilt, daß bei Voeltzkowia mira Bttgr. eine „metamere Segmentierung" der Schuppen zu erkennen ist. Die Beobachtung von Schmidt, daß die diagonalen Schuppenreihen in der Mittellinie des Bauches eine Knickung erfahren[3]), konnte ich bei keinem der von mir untersuchten Saurier bestätigen.

Da nun schon bei der Untersuchung über die Entwickelung der Knochenschuppe von Anguis fragilis eine sehr auffallende Aehnlichkeit mit der Teleosteerschuppe (s. Fig. 1—3 und Hase, Taf. 39 u. 40, Fig. 25—33) sich ergab, welche von phylogenetischer Bedeutung ist für die Beziehung zwischen Fischen, beschuppten Amphibien und Reptilien, so dürfte es auch von Interesse sein, an die Frage der segmentalen Anordnung der Reptilienschuppen heranzutreten.

Von dem Material, das mir zur Verfügung stand, verwandte ich Anguis fragilis von 7,5 cm, Eumeces algiriensis, Ablepharus deserti und Aconthias butoni zu mikroskopischer Untersuchung. Es wurden von sämtlichen Exemplaren Längsschnitte angefertigt, welche deutlich die Beziehungen der Schuppen zu den Körpersegmenten erkennen lassen. — Anguis fragilis von 35 cm, Gongylus ocellatus und Mabuia trivittata dienten zu makroskopischen Studien.

Hinsichtlich der Schlangen benutzte ich außer den Längsschnitten durch einen Ophidier-Embryo aus Java ein ausgewachsenes Exemplar von Coronella austriaca Laur. zu makroskopischer Untersuchung. Außerdem stand mir zur Betrachtung noch das Ophidier-

---

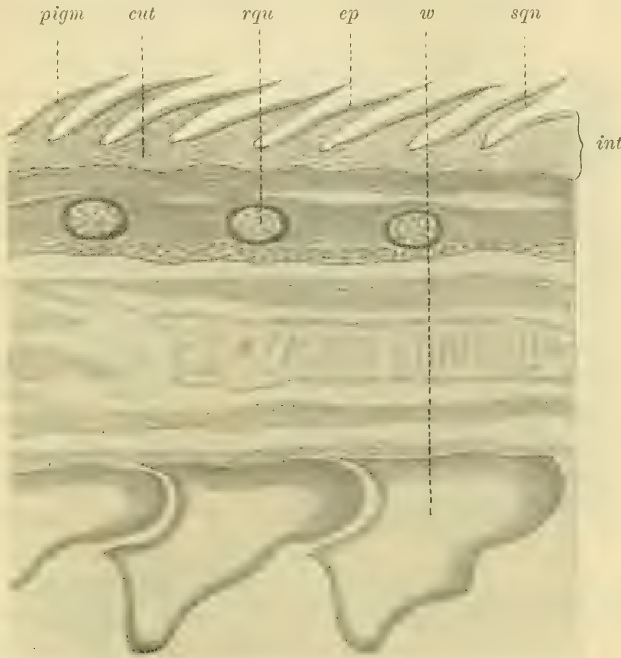
1) cf. H. Otto, 1908, p. 231.

2) W. J. Schmidt, Das Integument von Voeltzkowia mira Bttgr., p. 624—625. (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 94, 1910.)

3) cf. W. J. Schmidt, 1910, p. 624—625.

material der zoologischen Sammlung der Königl. Techn. Hochschule in Stuttgart zur Verfügung.

Betrachten wir nun zunächst die Textfig. 5, welche einen Längsschnitt durch eine junge Blindschleiche von 7,5 cm Länge darstellt. Wir sehen, daß unter jeder zweiten Schuppe *(squ)* der Querschnitt einer Rippe *(rqu)* liegt und unter dieser wiederum der dazu gehörende Wirbel *(w)*. Das Integument *(int)* ist zur



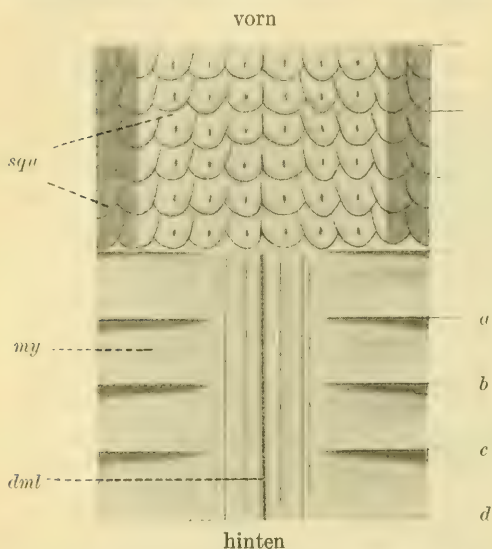
Textfig. 5. Längsschnitt durch Anguis fragilis (7,5 cm), 55-fache Vergrößerung.

besseren Unterscheidung von der mächtigen Muskelschicht *(m)* in der Farbe etwas heller gehalten. Da auf jede Rippe immer ein Muskel kommt, mithin der Raum zwischen je zwei Rippen ein Muskelsegment (Myomer) darstellt, so kommen also immer zwei Schuppen auf ein Segment.

Uebersichtlicher und klarer zeigt uns Textfig. 6 diese Verhältnisse. Das Bild stellt eine schematische Figur dar eines in eine Ebene projizierten Hautstückes aus der Rückenmitte einer alten Blindschleiche von 35 cm Länge. Deutlich heben sich die

6 Reihen Rückenschuppen durch ihre helle Farbe und Zeichnung von den dunkleren Bauchschuppen ab. Die 6 Reihen gehen kaudalwärts in 4 Reihen über. Um die Uebereinstimmung der 2 Schuppenreihen mit den Segmenten besser hervorzuheben, habe ich auf der einen Seite an der Zeichnung hinter je 2 Reihen Schuppen kurze Hilfstriche angebracht, welche den Segmenten entsprechen [1]).

Es sind *a—d* die Muskelsegmente *(my)*, von denen die Schuppen abpräpariert sind. Auch die Rückenmittellinie *(dml)* ist nun sichtbar. Auf jedes Muskelsegment kommen immer zwei Reihen Schuppen, wie leicht zu erkennen ist.



Textfig. 6. Schematische Figur von Anguis fragilis (35 cm), Rückenmitte.

Bei Gongylus ocellatus finden wir ganz die gleichen Verhältnisse. Sehen wir die Textfig. 7 näher an, welche ein schematisches mikroskopisches Bild von einen Hautstück aus der Rückenmitte darstellt, so können wir wiederum feststellen, daß je 2 Schuppenreihen in der Diagonalrichtung einem Segment entsprechen. Es sind *a—d* die Myomeren *(my)*, *dml* ist die dorsale Mittellinie, und mit *squ* sind die Schuppen bezeichnet, welche sehr regelmäßig gestaltet sind. Zahlreiche dunklere Schuppen sind ganz unregelmäßig dazwischen eingestreut, durch stärkere Pigmentierung und einen weißen Längsstreifen in der Mitte ausgezeichnet.

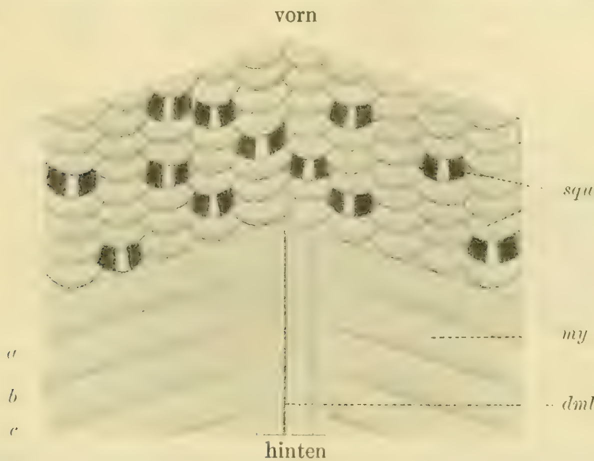
Das Schuppenkleid von Mabuia trivittata, wie es uns Textfig. 8 wiedergibt, zeigt eine auffallende Uebereinstimmung mit dem eben besprochenen von Gongylus ocellatus. Auch hier kommen auf jedes Myomer 2 diagonale Schuppenreihen. Die Mittelschuppen

---

1) Dasselbe gilt auch für die Zeichnung vom Gongylus, Textfig. 7, und Mabuia, Textfig. 8.

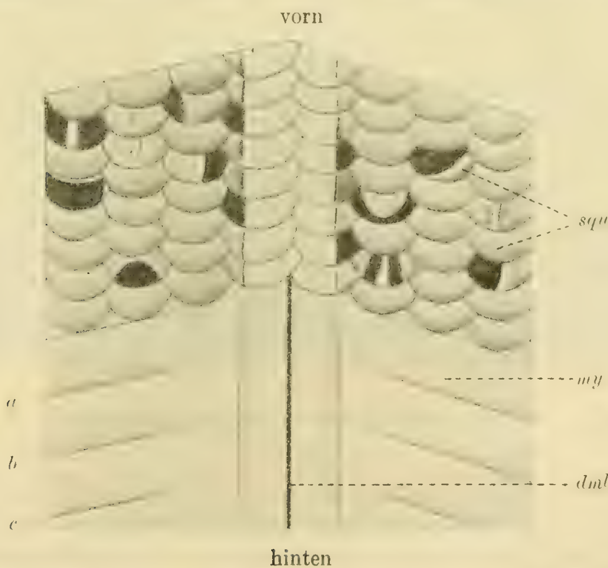
heben sich durch den hellen Strich sehr von den übrigen grauen Schuppen ab, die teilweise durch unregelmäßige große dunkle Flecken ausgezeichnet sind.

Auf einem Längsschnitt durch die Rückenmitte von Eumeces



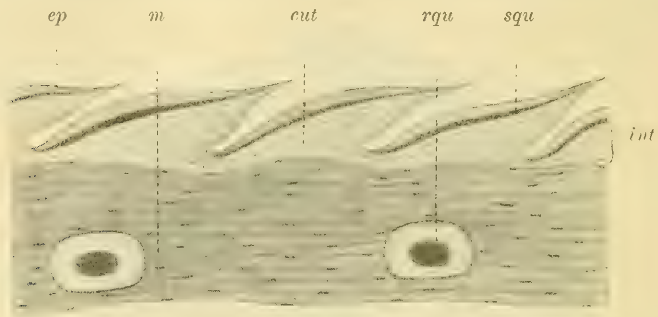
Textfig. 7. Schematische Figur von Gongylus ocellatus (15 cm), Rückenmitte.

algiriensis, wie ihn Textfig. 9 darstellt, sehen wir, daß auf jedes Segment zwei Schuppen kommen. Mit *squ* sind die Schuppen



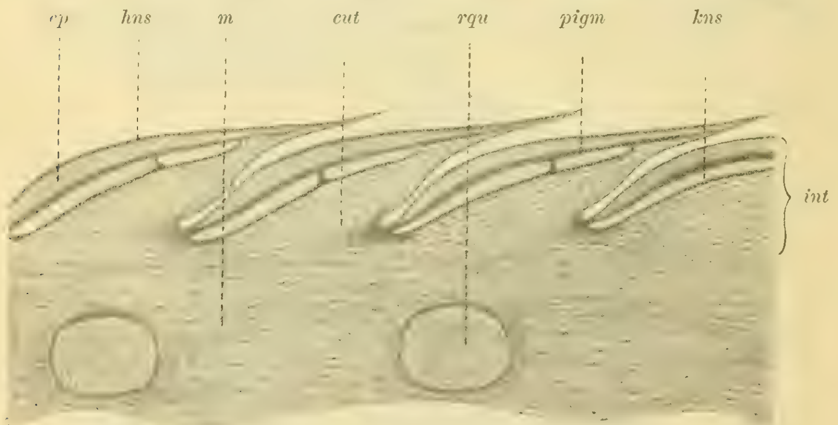
Textfig. 8. Schematische Figur von Mabuia trivitatta, Rückenmitte.

bezeichnet, mit *rqu* die Rippenquersschnitte. Die Rippen liegen in einer mächtigen Muskelschicht *(m)*, welche ich zum besseren Unterschied von dem Integument *(int)* dunkler und etwas schematisch gezeichnet habe. Mit Integument *(int)* umfasse ich Epi-



Textfig. 9. Längsschnitt durch die Rückenmitte von Eumeces algiriensis.

dermis *(ep)* nebst Cutis *(cut)*. Eine makroskopische Figur desselben Tieres habe ich nicht angefertigt, da wir hier durchweg bereits bekannte Verhältnisse vorfinden. Die Schuppen decken

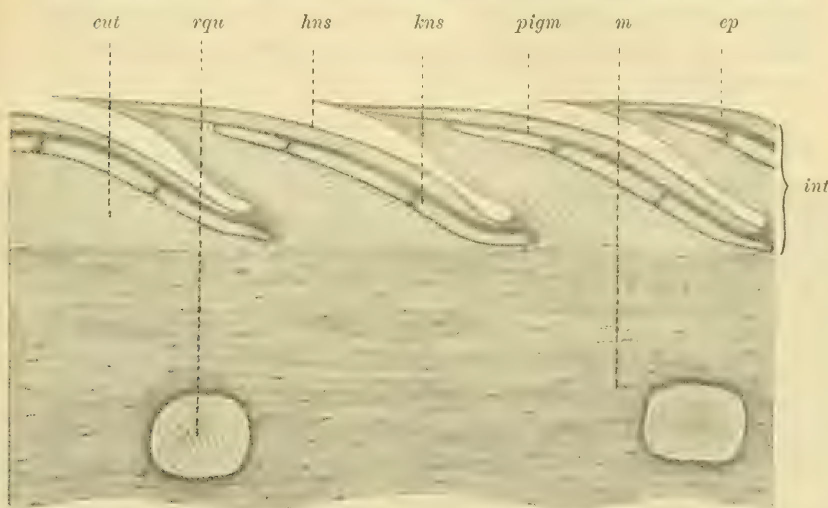


Textfig. 10. Längsschnitt durch die Rückenmitte von Aconthias butoni.

sich dachziegelartig, sind glatt und von mäßiger Größe. Die beiden mittleren Schuppenreihen sind ähnlich denen von Mabuia durch einen hellen Strich gezeichnet und heben sich stark von den dunkleren Rückenschuppen ab.

Aehnliche Verhältnisse wie bei Eumeces finden wir auch auf einem Längsschnitt durch ein Hautstück aus der Rückenmitte von Acontbias burtoni, wie ihn Textfig. 10 wiedergibt. Unter den mächtigen Hornschuppen *(hns)* liegt eine stark entwickelte Pigmentschicht *(pigm)*. Darunter sind deutlich die Knochenschuppen *(kns)* wahrnehmbar, welche von mehreren Knochenplättchen gebildet werden. Die einzelnen Plättchen werden durch bindegewebige Septen voneinander getrennt. In der stark entwickelten Muskelschicht *(m)* liegen die Rippenquerschnitte *(rqu)*.

Bezüglich der dem Verlauf der Segmente entsprechenden



Textfig. 11. Längsschnitt durch die Rückenmitte von Ablepharus deserti BRANDT.

Anordnung der Schuppen sehen wir auch hier, daß je zwei Schuppen auf ein Segment kommen, d. h. je 2 diagonale Schuppenreihen entsprechen immer einem Segment.

Auch bei Ablepharus deserti[1]), einem Scincoiden, der sich in bezug auf die Beschuppung an Acontbias anschließt und ganz ähn-

1) Ablepharus deserti BRANDT wird 10—12 cm lang. Die Färbung auf dem Rücken ist graugrün, auf dem Bauche weißlich. Die Schuppen sind glatt und decken sich dachziegelartig. Die kurzen Beinchen sind sämtlich mit 5 Zehen versehen. Das Exemplar, welches mir zur Untersuchung diente, hatte eine Länge von 12 cm, wobei allein 7 cm auf den Schwanz kommen, und stammt aus Turkestan.

liche mosaikartige Knochenschuppen besitzt, können wir die segmentale Anordnung der Schuppen feststellen, wie uns Textfig. 11 zeigt.

Auf dem Längsschnitt durch die Rückenmitte des Tieres sehen wir unter den mächtigen Hornschuppen *(hns)* eine ziemlich weit ausgebildete Pigmentschicht *(pigm)*. Direkt darunter befindet sich die aus mehreren Knochenplättchen gebildete Knochenschuppe *(kns)*, welche stets einer ihr übergelagerten Hornschuppe entspricht. Die Plättchen sind durch bindegewebige Septen voneinander getrennt. Die Rippenquerschnitte *(rqu)* sind von einer stark entwickelten Muskelschicht eingeschlossen, welche ich zum besseren Unterschied von dem Integument dunkler und etwas schematisch gezeichnet habe.

Wenn wir obige Befunde kurz zusammenfassen, so kommen wir zu folgendem Ergebnis:

1) Bei sämtlichen Brevilinguiern finden wir am Rumpf eine dem Verlauf der Muskelsegmente *(my)* resp. der Körpersegmente entsprechende Anordnung der Schuppen.

2) Es entsprechen zwei diagonale Schuppenreihen immer einem Segment.

Von den Lacertiliern habe ich verschiedene Arten auf die segmentale Anordnung ihrer Beschuppung hin untersucht und folgende Resultate erhalten.

Bei Lacerta agilis besteht ein großer Unterschied zwischen den Schuppen des Rückens und der Seiten. Die Rückenschuppen sind klein und von rundlicher höckeriger Gestalt und kommen 2 Reihen auf je ein Segment. Die Seitenschuppen sind glatt und von zylinderischer Form. Es entsprechen immer 2 Reihen Seitenschuppen einer Querreihe der Bauchschilder.

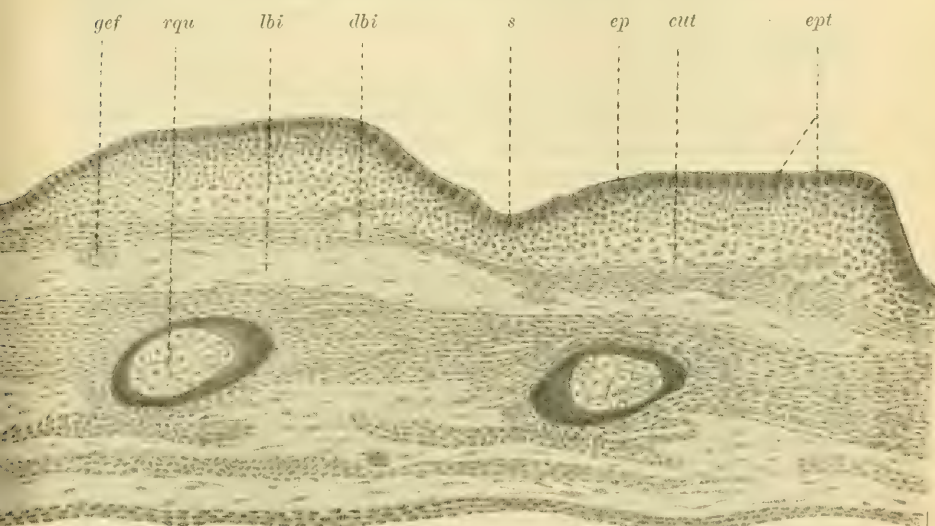
Bei Lacerta viridis ist der Unterschied zwischen den Rücken- und Seitenschuppen nur gering. Die Rücken- und Seitenschuppen sind klein und polygonal. Es kommen 2 Reihen auf ein Segment, ebenso von den Seitenschuppen. Eine vollständige Regelmäßigkeit besteht aber nicht. Die Bauchschilder, von denen eine Querreihe 2 Reihen Seitenschuppen entspricht, sind glatt und dachziegelig. Es kommt hiervon jeweils eine Querreihe auf ein Segment.

Lacerta muralis besitzt Rücken- und Seitenschuppen, welche von gleicher Gestalt sind: klein, rundlich und körnig. Von den Querreihen dieser Schuppen gehen drei bis vier auf eine Quer-

reihe der Bauchschilder, welche in 6 Längsreihen angeordnet sind und sich dachziegelig decken.

Es ist also evident, daß die Eidechsen von solchen Reptilien abstammen, welche segmental gelagerte Schuppen hatten; aber in dem Maße als die Rücken- und Seitenschuppen durch Zerfall vermehrt wurden, wurde die segmentale Anordnung undeutlich.

Von den Ascalaboten habe ich Platydactylus untersucht, und zwar eine Art, welche Herr Geheimrat Prof. Dr. E. Haeckel auf seiner Forschungsreise nach Java dort selbst gesammelt hatte. Von einer Zeichnung habe ich abgesehen, da hier von einer seg-



Textfig. 12. Längsschnitt durch einen Ophidierembryo aus Java. Ok. 5, Oelimmersion Leitz $^{1}/_{12}$.

mentalen Anordnung in oben erwähntem Sinne nicht mehr die Rede sein kann. Die Schuppen sind von sehr unregelmäßiger Größe. Auf einem Segment, d. h. zwischen je zwei Rippen liegen gewöhnlich 9—10 große und kleine Schuppen. Da auch zwischen den Hornschuppen und den darunterliegenden Knochengebilden keine Beziehung mehr besteht, wie bereits Otto nachgewiesen hat (cf. Otto 1908, p. 232—241), so dürfen wir wohl annehmen, daß wir bei den Ascalaboten eine sekundäre Umbildung der ursprünglichen Verhältnisse der Saurier vor uns haben.

Die weiteren sich daran anknüpfenden phylogenetischen Betrachtungen folgen in dem Schlußkapitel meiner Arbeit.

Zu wesentlich anderen Resultaten gelangen wir, wenn wir nun die Ophidier hinsichtlich der segmentalen Anordnung ihrer Schuppen einer Untersuchung unterwerfen.

Bezüglich der Zusammensetzung des Integuments besteht zwar eine völlige Uebereinstimmung zwischen den Ophidiern und den Sauriern. Auch hier kommen in der Cutis verzweigte Pigmentzellen vor, und zwar immer in den beiden lockeren Grenzschichten des Bindegewebes. Wie schon Leydig festgestellt hat, ist die Schlangenhaut reich an Nerven und Gefäßen, welche in dem lockeren Bindegewebe unter den derberen Lagen liegen (s. Textfig. 12). Hautverknöcherungen kommen bei sämtlichen Ophidiern nicht mehr vor.

In Textfig. 12 haben wir das Bild eines Längsschnitts durch die Haut eines Ophidierembryo aus Java. Der Embryo befindet sich am Ende der dritten bis Mitte der vierten Entwicklungsperiode nach der Einteilung der Altersbestimmung der Ophidierembryonen von Kerbert-Rathke [1]).

Ehe ich nun auf die Beschreibung obiger Textfigur näher eingehe, will ich der Uebersicht und des Zusammenhanges halber die Beschaffenheit der Reptilienhaut während der drei ersten Perioden nach Hoffmann kurz beschreiben.

Während in der ersten Periode die Epidermis nur aus einer einzigen Schicht Zellen besteht, finden wir in der zweiten Periode die Epidermis schon aus zwei Zellenschichten zusammengesetzt. In der obersten, sehr dünnen Schicht fand Kerbert unregelmäßige, an einzelnen Stellen schon polygonale Zellen mit großen Kernen.

---

1) Kerbert hat zur Bestimmung des Alters der Embryonen vier Perioden angenommen, welche genau mit den Entwickelungsperioden übereinstimmen, welche bereits Rathke in seiner „Entwickelungsgeschichte der Natter“ (1839) angewandt hat. Danach beginnt die erste Periode mit der Befruchtung des Eies, endet mit dem Erscheinen sämtlicher Kiemenspalten und mit dem Schließen des Darmnabels.

Die zweite Periode dauert bis zu der Zeit, in welcher sich die Kiemenspalten völlig schließen.

Die dritte Periode umfaßt die Entwickelungsgeschichte von dem gänzlichen Verschwinden der Schlundöffnungen an bis zu der Färbung der Hautbedeckung. Hier erfolgt auch die erste Anlage der Schuppe.

Die vierte Periode fängt mit der Färbung der Hautbedeckung an und schließt mit der Abstreifung der Eihüllen.

Kerbert und Rathke haben ihre völlig übereinstimmenden Befunde an Tropidonotus natrix gewonnen (nach K. C. Hoffmann, Reptilien, p. 1412—1415).

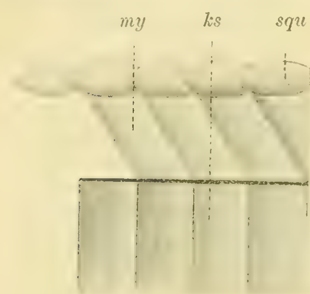
Kerbert bezeichnet diese Schicht bereits als „Epitrichialschicht“ und versteht darunter jene oberste embryonale Schicht der Epidermis, welche bei den Reptilien mit der eigentlichen Hornschicht verwächst und im Zusammenhang mit dieser nach der Geburt gleich bei der ersten Häutung abgeworfen wird. Die embryonale untere Schicht besteht aus kleineren Zellen mit ovalen Kernen. Aus ihr entwickelt sich die ganze spätere Epidermis. „Man kann sie mit dem Namen „Schleimschicht“ bezeichnen; sie ist sozusagen noch Rete Malpighii und Hornschicht zu gleicher Zeit“ (Hoffmann, ibid. p. 1413). Unter dieser Schicht finden wir die ersten Anlagen der Cutis, bestehend aus großen runden Zellen, zwischen denen sich einzelne Fasern befinden. — Während der dritten Periode ist die Epidermis im allgemeinen noch so beschaffen wie in der vorhergehenden Periode. Hier treten die ersten Anlagen der Schuppen auf als kleine Höckerchen, welche durch partielle Wucherung des Bindegewebes direkt unter der Epidermis entstanden sind. Die Zellen der Epitrichialschicht vermehren sich und erhalten mehr oder weniger polygonale Gestalt. Zwischen Epitrichialschicht und Schleimschicht zeigen sich jetzt einige runde Zellen, welche durch Querteilung der darunterliegenden zylindrischen Zellen entstanden sind. Diese Verhältnisse bleiben bis zur Mitte der vierten Periode bestehen. Die Epitrichialschicht ist noch sehr deutlich zu erkennen. Die runden Zellen zwischen Epitrichialschicht und Schleimschicht vermehren sich, werden durch das spätere Nachschieben abgeplattet, drängen direkt gegen die Epitrichialschicht an und ordnen sich hier regelmäßig in einer Schicht an, welche Kerbert „Körnerschicht“ nennt (das Stratum granulosum superius von Batelli). Unter der „Körnerschicht“ liegen mehr oder weniger abgeplattete Zellen, welche durch einige runde Zellen allmählich in die Zylinderzellen des Rete Malpighii übergehen. Im Verlauf der weiteren Entwickelung (der vierten Periode) verlieren die Zellen der Epitrichialschicht ihre Kerne, es beginnt der Verhornungsprozeß; die unter der Epitrichialschicht gelegenen Zellschichten platten sich immer mehr ab und verhornen. — Die drei Hauptschichten des Bindegewebes (die „Grundmasse“ und „Grenzschichten“ Leydigs) treten deutlich hervor. Unter dem lockeren Bindegewebe, aus welchem der Papillarkörper besteht, können wir jetzt einen deutlichen Strang von derberen Bindegewebsfasern unterscheiden; es bildet die erste Anlage der „Grundmasse“. Darunter liegt die „untere Grenzschicht“, aus lockerem Bindegewebe bestehend. Die Papille resp. Schuppe biegt sich nach hinten um, wird bilateral-symmetrisch, plattet sich nun allmählich immer mehr ab, so daß man jetzt eine obere und untere Fläche unterscheiden kann; schließlich finden wir die bei allen Ophidiern dachziegelartig sich einander deckenden Schuppen vor.

Das Auftreten von Pigment in der Haut ist charakteristisch für diese Periode. Kerbert meint, daß dieses Pigment zuerst in der Epidermis auftritt und nicht in der Cutis. Hoffmann hält die verzweigten Pigmentzellen in der Epidermis für wandernde Binde-

gewebszellen, welche in die Epidermis eingedrungen sind, sich hier verzweigten und Pigmentkörnchen bildeten.

Wenden wir uns nun wieder der Textfig. 12 zu, so finden wir die Angaben von HOFFMANN resp. KERBERT über die dritte bis vierte Entwickelungsperiode bestätigt.

In der Epitrichialschicht *(ept)* finden wir schon an einzelnen Stellen kleine Höckerchen, welche die ersten Anlagen der „Hornschuppen" darstellen und durch partielle Wucherungen des unter der Epidermis liegenden Bindegewebes entstanden sind. Bei Anwendung von Ok. 5 und Oelimmersion Leitz $^1/_{12}$ konnte ich an manchen Stellen zwischen der Epitrichialschicht und Schleimschicht runde, abgeplattete Zellen erkennen, die erste Anlage der späteren „Körnerschicht". Darunter sehen wir die zylindrischen Zellen der embryonalen Schleimschicht *(s)*. Unter dieser Schicht sehen wir eine große Menge runder Zellen, dazwischen hier und da einzelne Fasern, welche die „obere Grenzschicht" der Cutis bilden. Deutlich läßt sich auch hier der Strang mit derberem Bindegewebe erkennen. In dem darunterliegenden lockeren Bindegewebe *(lbi)* finden wir deutliche Gefäße *(gef)* eingelagert, und zwar immer eins unter jedem Schuppen- oder Papillarkörper.



Textfig. 13. Schemat. Figur von Coronella austriaca.

An der Ventralseite finden starke Wucherungen der Cutis statt, welche gemäß der Darstellung von HOFFMANN die Bauchschienen bilden (HOFFMANN, ibid. p. 1415). Die Bauchschienen entwickeln sich schon sehr früh, bestehen zuerst aus zwei Hälften (s. HOFFMANN, Taf. 109, Fig. 11), die sich am Ende der dritten Periode einander nähern und im Anfang der vierten verwachsen.

Bezüglich der segmentalen Anordnung der Schuppen ist aus meiner Figur sofort ersichtlich, daß auf jedes Segment eine Schuppe zu liegen kommt.

Besser und übersichtlicher läßt sich die Beziehung zwischen Beschuppung und Hautskelett bei ausgewachsenen Schlangen erkennen.

Textfig. 13 gibt uns ein schematisches Bild von der Haut der glatten Natter (Coronella austriaca, LAUR.)[1]. Die Schuppen

1) Coronella austriaca ist in Deutschland und Oesterreich weit verbreitet. Sie lebt an trockenen, steinigen, mit Gebüsch bestandenen

(squ) sind sehr glatt, glänzend und von rhombischer Gestalt; sie decken sich dachziegelartig. Mit *my* sind die darunterliegenden Muskelsegmente (a—d) bezeichnet. Den Myomeren entsprechen immer die dazu gehörenden Körpersegmente *(ks)*. Durch den starken schwarzen Strich will ich den Verlauf der Muskelsegmente resp. Körpersegmente etwas plastischer hervortreten lassen. Es ist nun auch hier mit Bestimmtheit zu erkennen, daß auf jedes Segment eine Schuppe kommt, oder mit anderen Worten ausgedrückt:

Auch bei den Ophidiern finden wir eine dem Verlauf der Körpersegmente entsprechende Anordnung der Schuppen. — Es entspricht immer eine schräge Schuppenreihe einem Segment.

Aus der Sammlung des zoologischen Instituts der Königl. Techn. Hochschule zu Stuttgart habe ich mir ferner noch die Ringelnatter (Tropidonotus natrix) und die Kreuzotter (Vipera [Pelias] berus) angesehen und bezüglich der segmentalen Anordnung der Schuppen genau dieselben Verhältnisse gefunden wie bei Coronella austriaca.

Die weitere sich an meine gewonnenen Befunde anknüpfende phylogenetische Betrachtung folgt in dem Schlußkapitel meiner Arbeit.

VI. Die Cutisverknöcherungen bei den Krokodilen (Crocodilus vulgaris Cuv.).

(Hierzu Textfig. 14—16.)

Während über die Schuppen der Saurier und Ophidier bereits eingehende Untersuchungen vorliegen, wie aus den Kap. III und IV meiner Arbeit hervorgeht, besitzen wir über die Haut der Krokodile nur wenige Mitteilungen.

Ueber den mikroskopischen Bau der Krokodilhaut finden wir bereits einige Beobachtungen bei Rathke vor, welcher fand, daß die Epidermis bei dem Embryo des Alligators aus mehreren Zellschichten besteht (Rathke 1866, p. 19—28). — Abgesehen von den Abbildungen, welche uns Voeltzkow in seinem trefflichen Werk

---

Orten. Der Kopf ist länglich, der Körper zylindrisch. Die Länge beträgt 60—80 cm. Die Färbung ist vielen Veränderungen unterworfen. Gewöhnlich ist die Farbe oben grau, auch braun oder grünlich und meistens mit 1—2 Längsreihen dunkler Flecken gezeichnet. Auf dem Bauche ist die Schlingnatter gelbgrau bis einfarbig.

über die Entwickelungsgeschichte von Crocodilus madagascariensis gibt[1]), und auf welche ich noch weiter unten näher zurückkommen werde, sind die Abbildungen K. C. Hoffmanns von der Epidermis eines jungen Alligators in der Abteilung „Reptilien" in Bronns „Klassen und Ordnungen des Tierreichs", sowie die Zeichnungen Lwoffs von der Epidermis bei Crocodilus biporcatus (Lwoff 1884, Tafel VI, Fig. 1 und 5) die einzigen Abbildungen der Krokodilhaut, welche man in der Literatur findet. Die einzigen Abbildungen der Knochenschilder der Krokodile finden wir als Photographien in einer Besprechung von P. Matschie über „Kriechtiere und Lurche" im „Hausschatz des Wissens" (1897).

Was den histologischen Bau der Haut betrifft, so war es besonders die äußerste Schicht der Epidermis, welche am meisten Beachtung fand. K. C. Hoffmann beschreibt bei dem jungen Alligator die besondere Epitrichialschicht (cf. Hoffmann, p. 458). Lwoff kommt aber bei seinen Untersuchungen der Epidermis zu dem Ergebnis, daß es sehr unzweckmäßig sei und kein Grund vorliege, bei den ausgewachsenen Reptilien von einer besonderen Epitrichialschicht zu sprechen, welche doch schon gleich bei der ersten Häutung abgeworfen wird und weder eine morphologische noch eine histologische bestimmte Charakteristik hat (Lwoff, p. 318).

Später hat sich Voeltzkow bei seinen ausführlichen Untersuchungen über die Entwickelung der Krokodilhaut dieser Ansicht Lwoffs vollständig angeschlossen[2]). Auf eine nähere Beschreibung der Befunde Voeltzkows kann ich mich an dieser Stelle nicht einlassen und muß daher auf seine umfangreiche Arbeit verweisen, welche in den Abhandlungen der Senckenberg. Naturf. Gesellsch. in Frankfurt a/M. erschienen ist. Wesentlich für unsere Betrachtungen ist der Befund Voeltzkows, daß bei dem eben ausgeschlüpften Tier noch keine Hautverknöcherungen vorkommen. Ueber die Entstehung der Knochenschilder äußert sich Hoffmann:

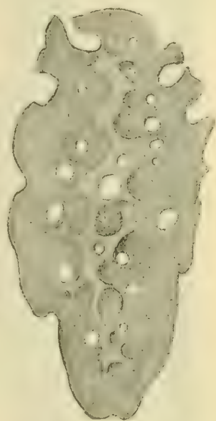
---

1) A. Voeltzkow, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwickelung der äußeren Körperform von Crocodilus madagascariensis Grand., 1899.

2) Außer einer ausführlichen Biologie des Crocodilus madagascariensis, die ich bereits in dem historischen Teil meiner Arbeit näher erwähnt habe, gibt uns Voeltzkow einen eingehenden Bericht über die verschiedenen Entwickelungsstadien, welche der Krokodilembryo im Ei zu durchlaufen hat, bis er als völlig entwickeltes Tier von der beträchtlichen Länge von 28 cm aus dem Ei ausschlüpfen kann.

„Die Hautknochen bei den Krokodilen nehmen ihre Entstehung in dem Bindegewebe der Cutis. Untersucht man die Hautknochen bei jüngeren Tieren, so ergibt sich, daß dieselben gewöhnlich in den unteren und mittleren Schichten der Cutis ihren Ursprung nehmen und so allmählich nach der Peripherie sich ausdehnen."

Nur mit wenigen Worten erwähnt Lwoff die Knochenschilder in der Cutis der Krokodile, welche bei dem Crocodilus biporcatus von 51 cm Länge bereits vorhanden waren, „doch nur an einer Stelle, nämlich in den Schuppen mit Kielen (auf dem Rücken)". Auch bei den alten, ausgewachsenen Individuen der Gattung Crocodilus kommen in den Bauchschuppen niemals Verknöcherungen vor, wie bereits Huxley und später Hoffmann genau festgestellt haben. Nur bei den Alligatorengattungen Caiman und Jacare wurden von Huxley Knochenplatten auch in den Bauchschildern gefunden.



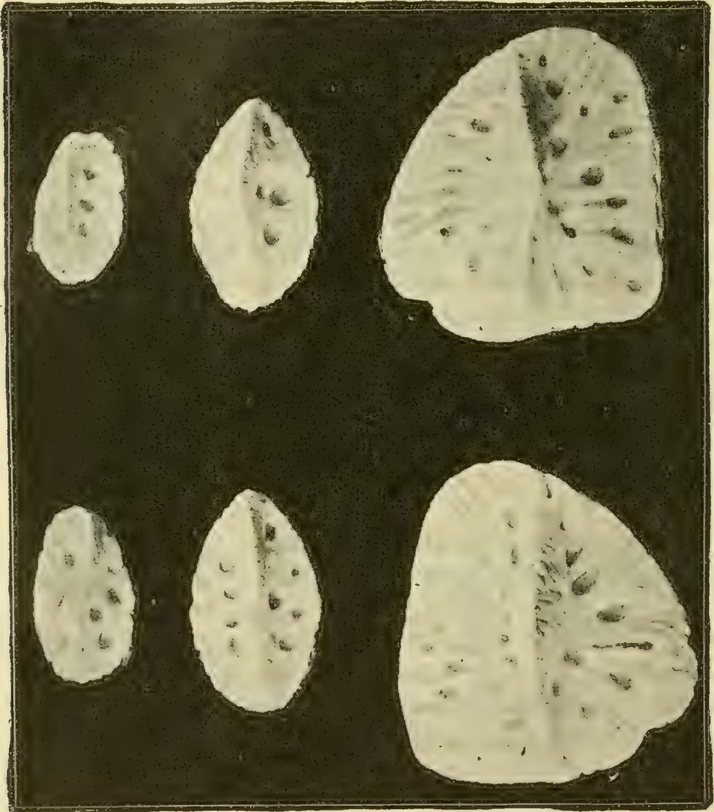
Textfig. 14. Knochenplatte von Crocodilus vulgaris (42 cm), Rückenmitte.

Ich gehe nun auf die Besprechung meiner Befunde ein. Es stand mir die Haut eines jungen Exemplares von Crocodilus vulgaris von 42 cm Länge zur Verfügung.

Der Rücken ist mit sechs Längsreihen gekielter Hornschilder besetzt, deren Ränder durch Nähte fest miteinander verbunden sind. Die Schuppen auf dem Bauche bilden glatte, viereckige Platten und sind dachziegelförmig gelagert. Während die Bauchschuppen völlig unverknöchert sind, finden wir unter den Rückenschuppen gut entwickelte Kalktafeln.

Nachdem ich die Haut längere Zeit mit Kalilauge gekocht und die Epidermis, welche sich als dünne Schicht zwischen Hornplatte und Knochenschuppe lagert — sie entspricht nach Hoffmann dem „Stratum Malpighianum" — hinwegpräpariert hatte, konnte ich unter jedem gekielten Rückenschild eine große, weiße, mit zahlreichen Kanälen durchzogene, ovale Knochenplatte von 4 mm Länge wahrnehmen, wie sie auf Textfig. 14 dargestellt ist. Der breitere Teil liegt vorn, und die Platte läuft allmählich kaudalwärts spitz zu. Die Platte ist mit zahlreichen Kanälen durchzogen, welche mit Bindegewebe und

Blutgefäßen ausgefüllt werden und zur Ernährung dienen. Der Rand der Platte besitzt zahlreiche buchtenartige Einschnitte, welche offenbar ebenfalls mit Bindegewebe und Gefäßen erfüllt sind. Die Knochensubstanz ist hell und von zahlreichen, sternförmigen Knochenzellen durchsetzt. Auf der Mitte der Platte verläuft ein



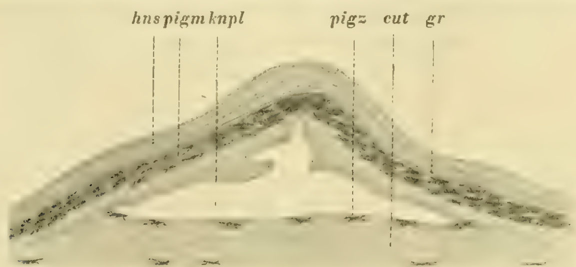
Textfig. 15. Knochenplatten aus der Lederhaut des Nilkrokodils. (Nach einer Photographie.) Aus „Hausschatz des Wissens", Abt. VI: Das Tierreich, Bd. II, 1897, p. 82.

balkenartiges Gerüst von Knochensubstanz, welches sich im Querschnitt als Fortsatz der Knochenplatte darstellt, welcher in den Kiel der Hornschuppe ausläuft (siehe Textfig. 16). Die Angaben Lwoffs und Hoffmanns über die Knochenschuppen kann ich hiermit völlig bestätigen; auch den Worten Hoffmanns kann ich mich anschließen, daß „die Knochenplatten durch eine eigen-

tümliche, an der äußeren Fläche zahlreiche kleine grubenförmige Vertiefungen zeigende Skulptur ausgezeichnet sind und sich entwickeln wie bei den Sauriern in der Cutis selbst".

Sehr interessant müßte es nun sein und für die histologische Kenntnis der Cutis der Krokodile von Bedeutung, an der Hand mehrerer Exemplare Krokodilen von verschiedener Länge die genaue Entwickelung der Knochenschilder zu verfolgen, zumal uns über deren Entwickelung nur wenige Mitteilungen vorliegen.

Die Bilder, welche Matschie von den Knochenschuppen veröffentlicht, sind in ihrer Lage quer angeordnet und lassen daher den kaudalwärts gerichteten Verlauf der Leiste nicht erkennen. Ich habe daher die Abbildung in solcher Lage wiedergegeben, daß die vertikale Richtung der Längsrichtung des Tieres entspricht;



Textfig. 16. Querschnitt durch eine Schuppe des Rückens von Crocodilus vulgaris (42 cm), etwas schematisiert. Die Knochenschuppe ist weiß.

wobei allerdings der Vorderrand der Schuppe nach unten steht, da man in Anbetracht der vorhandenen Beleuchtung und Schattierung die Figur nicht umstellen konnte (Textfig. 15). — Die enge Beziehung, welche zwischen der Hornschuppe und der darunterliegenden Knochenplatte besteht, läßt sich am deutlichsten nachweisen auf einem Querschnitt durch die Rückenmitte eines Krokodils, wie ihn uns Textfig. 16 von Crocodilus vulgaris veranschaulicht.

Infolge der Mächtigkeit der Hornschicht und der voluminösen Knochenplatte läßt sich nur schwer ein einigermaßen brauchbarer Querschnitt herstellen. Zwecks feiner histologischen Untersuchungen ist es daher unbedingt erforderlich, Hautstücke von Krokodilen längere Zeit mit Celloidin zu durchtränken und in Celloidin-Paraffin einzubetten. Da ich nur die einfache Einbettung angewandt habe, konnte ich keine hinreichend feineren Schnitte erhalten, um auf den feineren histologischen Bau der Cutis sowie

der Epidermis näher einzugehen. Ich muß mich daher darauf beschränken, die Knochenschuppe, welche sehr deutlich hervortritt, und ihre Lage näher zu beschreiben und im übrigen auf die Arbeit von Lwoff verweisen, welcher besonders die Epidermis und ihre Beziehung zur Cutis ganz eingehend erörtert hat.

Mit *hns* ist auf Textfig. 16 die stark entwickelte Hornschicht bezeichnet. Ihre Zellen sind miteinander verschmolzen und in mehreren Schichten aufeinander gelagert. Die übrige Epidermis, besonders das Rete Malpighii, welches bei jüngeren Tieren sehr deutlich sichtbar ist, tritt infolge der starken Verhornung der Schuppe und der Ausdehnung der Knochenplatte sehr zurück. Immerhin läßt sich ganz gut die Grenze *(gr)* erkennen, welche die Epidermis sehr scharf von der Cutis trennt. Diese Grenzschicht, welche wir bereits bei der Besprechung von Anguis und Gongylus näher kennen gelernt haben, und von fast allen früheren Autoren als strukturlose Glashaut bezeichnet wurde, hat nun Lwoff einer eingehenden Untersuchung unterzogen und festgestellt, daß diese „Membran“ keineswegs strukturlos ist, sondern durch leistenförmige Fortsätze ausgefüllt wird, welche Epidermis und Cutis miteinander verbinden. Ich habe bei der Betrachtung von Anguis und Gongylus den Ausdruck „Glashaut“ *(glh)* beibehalten, weil ich diese Schicht tatsächlich als helle, durchscheinende, gegen Farbstoffe völlig indifferente Schicht beobachten konnte und weil ferner die Ansichten über die nähere Beschaffenheit dieser Schicht noch weit auseinander gehen und noch keineswegs geklärt sind. Lwoff legt diesen Befunden große Bedeutung bei, da „es sich fragt, ob diese histologische Verbindung zwischen Epidermis und Cutis eine allgemeine Erscheinung in der Haut der Wirbeltiere ist“ (Lwoff, p. 327). Später wurde dieses Thema von Krauss (1906) wieder aufgenommen und ganz ausführlich behandelt. Da es mir natürlich unmöglich war, auf diese Spezialfrage näher einzugehen, so verweise ich auf die Arbeit von Lwoff und die Arbeit von Krauss über „den Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei den Sauriern und Krokodilen“ (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67, 1906).

Die Cutis ist ähnlich wie bei den Sauriern zusammengesetzt. Sie besteht auch hier aus drei Hauptschichten: Grundmasse und zwei Grenzschichten. In der obersten Grenzschicht der Cutis lagert ein ziemlich stark entwickeltes Pigment, das an verschiedenen Stellen des Körpers verschiedene Dicke erreicht. Während das Pigment am Bauche nur spärlich vorhanden ist, stellenweise sogar gänzlich verschwindet, erreicht es auf dem Rücken eine große

Ausdehnung, die sich ganz besonders in dem Kiel der Rückenschuppen bemerkbar macht. Unter der Pigmentschicht *(pigm)* liegt zwischen derben Bindegewebsfasern, die sich durch eine intensive dunkelrote Farbe (bei Färbung mit Alaunkarmin) von dem übrigen Bindegewebe der Cutis auszeichnen, eine ziemlich stark entwickelte weiße Knochenplatte *(kns)*, von der ein Fortsatz in den Kiel der Hornschuppe läuft. Deutlich läßt sich auf Textfig. 16 die mit zahlreichen grubenförmigen Vertiefungen versehene Umrandung der Knochenplatte erkennen. Die dicken bindegewebigen Faserbündel, welche die Knochenplatte gleich einer Tasche eng umschließen, sind sehr unregelmäßig und verwickelt. In den unteren Lagen der Cutis, welche von lockeren, längs verlaufenden bindegewebigen Fasern ausgefüllt werden, sind dunkle Pigmentzellen *(pigz)* zerstreut und in großer Anzahl eingelagert. Auch an der unteren Fläche der Knochenplatte lassen sich dunkle Pigmentzellen in großer Anzahl erkennen.

VII. Die Cutisverknöcherungen bei den Schildkröten.

(Hierzu Textfig. 17.)

Das Hauptmerkmal der Schildkröten, welche infolge ihrer eigentümlichen Organisation eine streng abgeschlossene Ordnung unter den Reptilien bilden, ist die verknöcherte Schale, welche den Rumpf gleich einem festen Panzer umschließt. Der Knochenpanzer setzt sich aus einem Rückenstück (Discus, Carapax) und einem Bauchstück (Plastron) zusammen, welche miteinander in mehr oder weniger fester Verbindung stehen können. Beide bestehen aus zwei Lagen: den knöchernen Platten und den darüberliegenden hornigen Schilden oder Scuta. Diese Hornschilder, welche das sogenannte Schildpatt bilden, entsprechen in Größe und Form den darunterliegenden Hautknochen nicht und bedecken pflasterartig den Rücken ohne bestimmte Beziehung zu den Knochenplatten. Bei den fossilen Schildkröten sind die Hornschilder durch den Versteinerungsprozeß meist vollständig zerstört worden. Doch sind die Begrenzungen der einzelnen Schilder oft auf der knöchernen Unterlage abgedruckt und erkennbar. Die Hornschilder sind in systematischer Hinsicht von großer Bedeutung für die Klassifikation der rezenten Schildkröten geworden. Man bezeichnet die median gelegenen Schilder als Vertebral-Scuta; seitlich davon liegen die Lateral-Scuta und am Rande

die Marginal-Scuta (Randschilder), von denen das vorn gelegene das Nackenschild (Nuchal-Scutum) und das hinten gelegene das Schwanzschild (Kaudal-Scutum) ist. Auf dem Bauchschild erkennt man vorn und hinten je ein Paar Gular-Scuta, Brachial-Scuta, Brustschilder (Pectoral-Scuta), Bauchschilder (Abdominal-, Femoral- und Anal-Scuta).

Ueber die Hautossifikationen der Schildkröten und ihre Entstehungen liegen nur sehr wenige Mitteilungen vor. Die einzigen feineren histologischen Studien über die Entstehung der Hautknochen finden wir bei K. C. Hoffmann in seinem trefflichen Werk „Reptilien" in Bronns „Klassen und Ordnungen des Tierreichs". Ich werde mich bei Beschreibung des Hautskeletts im wesentlichen an die Befunde Hoffmanns anlehnen.

Der knöcherne Rückenpanzer entsteht durch Verbindung der als „Neuralplatten" bezeichneten knöchernen Platten der 8 Rückenwirbel und der „Costalplatten" der 8 Rippenpaare resp. vom 2. bis einschließlich zum 9. Auf dem 1. Rückenwirbel bildet sich die breite Nackenplatte (Nuchalplatte), welche die vordere mediane Begrenzung des Carapax bildet. Das dazu gehörende 1. Rippenpaar (sogenannte „falsche Rippe") ist bei den rezenten Schildkröten nur noch als zierliche, kurze Knochenspange sichtbar. Bei den fossilen Schildkröten erreichten diese Rippen eine große Entwickelung und waren ehemals vollständig normal ausgebildet, doch völlig plattenlos. Hinter der 8. Neuralplatte folgen 2—4 mediane Schwanzplatten (Pygalplatten), von welchen die letzte den Rückenpanzer nach hinten abschließt. Die Vervollständigung des aus Neural- und Costalplatten zusammengesetzten Panzers bilden die 11 Randplatten (Marginalplatten).

Die erste Anlage der Costalplatten sehen wir bei jungen Schildkröten als eine dünne Knochenlamelle, welche den Rippenknorpel als eine Röhre umschließt. An der äußeren Fläche des Rippenperiostes vollzieht sich die Bildung des Knochens aus Bindegewebe, welches verknöchert; die Bildungsweise ist vollkommen derjenigen ähnlich, welche die Bildung neuer Knochenschichten des Plastrons liefert. Während die Rippe im Querschnitt noch von runder Form ist, tritt bald an den Seiten der Knochenröhre eine starke Entwickelung von neuem Knochengewebe auf, unter dessen fortwährender Neubildung in dem Bindegewebe der Haut der Rippenkörpor breiter wird. Das neue Bindegewebe verwächst mit dem Periost der noch knorpeligen Rippe. Der hyaline Rippenknorpel wird nun in Kalkknorpel umgewandelt. Diese Umbildung,

welche wie die Breitezunahme von dem medialen Rippenrande allmählich lateralwärts fortschreitet, wird aber bald eine vollständige. Der Rippenknorpel wird resorbiert und in einen großen, vollständig von Markzellen ausgefüllten Markraum verwandelt. Durch Neubildung dicker breiter Knochenbalken wird der Markraum in eine große Anzahl kleiner Markräume umgebildet. Die Costalplatten sind demnach Hautverknöcherungen, welche rings um knorpelig präformierte Teile (Rippen) entstehen und diese endlich vollständig verdrängen.

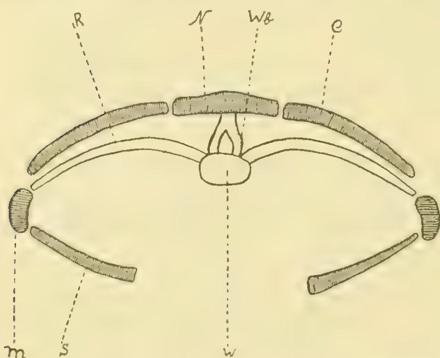
Bei den Trionyciden geht der Verknöcherungsprozeß nur sehr langsam vor sich, dagegen am schnellsten bei den Süßwasserschildkröten (Emydae). In den Costalplatten läßt sich keine Spur von Knorpelknochen mehr nachweisen. Bei erwachsenen Schildkröten sind die Rippen von den in der unmittelbaren Umgebung auftretenden Hautossifikationen vollständig verdrängt. Auf der Innenseite der Costalplatten bleiben die Rippen häufig mehr oder weniger deutlich sichtbar und ragen, wenn das Rückenschild keinen geschlossenen Panzer bildet, mit ihren distalen Enden meist über die Costalplatten hinaus.

Auch die Neuralplatten des Rückenschildes sind Hautossifikationen, welche wie die Costalplatten rings um die knorpeligen Dornfortsätze der Wirbelsäule entstehen und diese endlich vollständig verdrängen. Die Dornfortsätze der Wirbelsäule sind bei jungen Tieren von einer perichondralen Knochenkruste umgeben, welche sich aus Bindegewebe der Haut entwickelt. — Nuchalplatte, Pygal- und Marginalplatten sind reine Hautverknöcherungen ohne knorpelige präformierte Teile.

Das ganze Bauchschild (Plastron) tritt von Anfang an als selbständige Hautverknöcherung auf, deren einzelne Knochenstücke (in der Mehrzahl der Fälle 9, oder nur 8 wie bei Sphargis) in dem Bindegewebe selbst entstanden sind. Nirgends sind knorpelige präformierte Teile anzutreffen. „Das Plastron darf also keinenfalls einem Sternum oder Teilen eines Sternums verglichen werden, wie bereits Rathke ausdrücklich hervorgehoben hat" (Hoffmann). Es setzt sich in der Regel aus 9 Stücken zusammen, einem median unpaaren am Vorderrand und 4 paarigen auf jeder Seite. „Ebensowenig wie das Plastron der Schildkröten als „Sternum" betrachtet werden darf, kann man das vorderste Paar der 4 paarigen Stücke als „Claviculare", das unpaarige Stück als das „Interclaviculare" (Episternum) ansehen. Sämtliche Stücke sind Dermalossifikationen" (Hoffmann).

Am Rücken entsprechen die Knochenplatten den Körpersegmenten. Bei den jetzt lebenden Formen und den meisten fossilen Schildkröten sind auf jeder Seite 8 Costalplatten entwickelt, welche mit den entsprechenden Neuralplatten durch zackige Nähte fest verwachsen sind. Zu jeder Costalplatte gehört eine Rippe, welches ein Beweis dafür ist, daß auch die Beschuppung der Schildkröten in enger Beziehung zu den Körpersegmenten steht. Schon ZITTEL weist darauf hin, daß „Zahl und Anordnung der dorsalen Knochenplatten wesentlich bedingt ist durch die darin enthaltenen Wirbel und Rippen" (ZITTEL, p. 503).

Die Randplatten schließen sich eng an die Costalplatten an und bilden mit der Nuchalplatte und letzten Pygalplatte die Umrandung des Rückenpanzers. Treten Rücken- und Bauchpanzer miteinander in Verbindung, so entsteht durch diese Verschmelzung eine Sternalbrücke. Die Löcher, welche bei ungenügender Verknöcherung offen bleiben, heißen Fontanellen.



Textfig. 17. Querschnitt des Skeletts der Cheloniden (Dorsalregion). Schema im Anschluß an ZITTEL (p. 505).

W Wirbelkörper, *Wb* Wirbelbogen, *N* ausgebreitete Neuralplatte, *C* Costalplatte, *R* Rippe, *M* Randplatte, *S* Seitenplatte des Bauchschildes.

In Textfig. 17 habe ich ein Schema von der Anordnung der Knochenplatten des Panzers der Cheloniden gegeben, und zwar im Anschluß an ein Schema, welches wir bei ZITTEL als Querschnitt des Skeletts von Chelone midas finden (ZITTEL, p. 505). Der Panzer ist in der mittleren Dorsalregion durchschnitten und zeigt die Beziehung der Knochenplatten zu den darunterliegenden Skeletteilen. Mit *N* ist die ausgebreitete Nuchalplatte über dem Wirbelbogen *(wb)* bezeichnet. Ihr zu beiden Seiten folgen die Costalplatten *(C)*, unter denen die Rippen *(R)* eingezeichnet sind, welche an dem Wirbelkörper *(w)* ansitzen. Den Rand bilden die Marginalplatten *(m)*. Mit *S* sind die Seitenplatten des Bauchschildes bezeichnet.

Das Hautskelett ist nicht bei allen Schildkröten gleichmäßig stark entwickelt. Am schwächsten ist es ausgebildet bei den Leder-

schildkröten (Dermochelydae) und den Trionycidae (Lippen- oder Flußschildkröten). Sowohl das Bauch- wie das Rückenschild sind unvollständig verknöchert. Zu einer knöchernen Verbindung zwischen beiden kommt es niemals. — Bei den Meerschildkröten (Chelonidae) zeigt sich schon eine bessere Verbindung von innerem und Hautskelett. Aber nur in höchster Altersstufe umschließt das Hautskelett den ganzen Rumpf. Die einzelnen Knochenstücke des Bauchschildes sind durch eine große Fontanelle voneinander getrennt. — Bei den Landschildkröten und vielen Sumpfschildkröten erweitern sich die einzelnen Stücke derart, daß sie sich allseitig berühren und eine geschlossene Platte bilden. — Bei den Sumpf- und Küstenschildkröten kommen alle Uebergangsstufen zwischen dem vollkommenen und dem unvollständigen Panzer vor. Bei den pleuroderen Sumpfschildkröten (Chelydidae) ist außerdem das Becken mit dem Discus und Plastron unbeweglich fest verwachsen. — Bei den kryptoderen Süßwasserschildkröten (Eloditen) kann man mit Bezug auf die Verknöcherungen drei Gruppen unterscheiden; nämlich 1) die Chelydroiden, welche den langsamsten Fortschritt der Ossifikation unter den Süßwasserschildkröten vertreten; 2) die Emyden, bei denen sich die Fontanellen beider Schalenhälften schon früh schließen, und 3) die Chelydae oder pleuroderen Süßwasserschildkröten, welche in ihrer gesamten Ossifikation von den Emyden abweichen. Die Schalen bleiben äußerst dünn. Rücken- und Bauchschild gelangen viel rascher zum Schluß der jugendlichen Fontanellen als bei den Kryptoderen. Die Verbindung des Bauchschildes bei den Chelydae geschieht durch einen besonderen Schaltknochen („Mesosternum“ nach Rütimeyer), welcher bisher nur bei einigen fossilen Schildkröten bekannt war. Doch hat Rütimeyer nachgewiesen, daß auch unter den lebenden Chelyden sich ein Mesosternum findet bei einigen Genera: Podocnemis, Peltocephalus, Pentomyx (nach Hoffmann). — Bei den Landschildkröten kommen die einzelnen Knochenstücke des Rücken- und Bauchschildes schon ziemlich früh zur vollständigen Verbindung.

Ich werde nun eine kurze genetische Uebersicht der fossilen Schildkröten geben. Zum näheren Studium muß ich auf das große Sammelwerk von Zittel und die Spezialarbeiten von E. Fraas verweisen. Ich werde nur auf die Thalassemyden etwas näher eingehen, da sie für die Stammesgeschichte der Schildkröten von Bedeutung sind.

Die ersten sicheren Ueberreste fossiler Schildkröten erscheinen in der oberen Trias, und zwar im Keuper. Als älteste Schildkröte ist Proganochelys (Psammochelys) keuperina Qu. zu betrachten, welche in dem oberen Keupersandstein (Stubensandstein) von Häfner-Neuhausen an der Schaich gefunden wurde. Rücken- und Bauchschild sind vollständig verknöchert; das Becken ist sowohl mit dem Discus als auch mit dem Plastron durch eine Naht verbunden. Rücken- und Bauchpanzer sind durch eine lange Sternal-

brücke miteinander verbunden. Den 8 Rippen entsprechend, finden wir zu jeder Seite der Neuralplatten 8 Costalplatten. — In größerer Mannigfaltigkeit und Zahl erscheinen die Schildkröten in dem oberen Jura. Hier sind es besonders die lithographischen Schiefer aus Bayern und der schweizerische Jura, welche uns bedeutende Funde geliefert haben. In der Umgebung von Solothurn in der Schweiz wurden aus den Pteroceraskalken 14 Arten durch Rütimeyer beschrieben. Am häufigsten kommt eine Pleurodire (Plesiochelys) mit stark verknöchertem Rückenpanzer vor. Eine andere wichtige Gattung der jurassischen Schildkröten sind die Kryptodiren aus den oberjurassischen Meeren der Westschweiz. Die Formen, welche hierhin gehören, nehmen eine besondere Mittelstellung ein zwischen den Sumpfschildkröten (Emyden) und den Meerschildkröten (Cheloniden). Diese Gruppe wurde bereits wegen ihrer Sonderstellung von Rütimeyer und Zittel als Thalassemyden zusammengefaßt. Die Schale ist von entschieden thalassitischem Gepräge, „jedoch mit Füßen, wie sie gegenwärtig nur bei Sumpfschildkröten vorkommen" (Zittel). Eine isolierte Stellung nimmt Platychelys (= Helemys) Wagner ein wegen des sehr auffälligen Merkmales der Schale gegenüber den heutigen Emyden. Sie ist durch einen seitlichen Schaltknochen des Bauchschildes (Mesosternalia) ausgezeichnet. Diese Species stellt eine Verbindung zwischen den Pleurodiren und den Chelydroiden (Alligatorschildkröten) dar. Zu den Süßwasserformen der jurassischen Schildkröten gehören: A. die Pleurodiren (Chelydidae): Craspodochelyden und Plesiochelyden und B. die Cryptodira (Emydae Rütim.), welche sich in die 1) Chelydridae (Platychelys) und die Meerwasserformen: 2) Halmyrachelydae (Brackwasser-Chelyden) und 3) Thalassemydae (marine Chelyden) zergliedern.

Thalassemys marina E. Fraas, welche in den Oolithen von Schnaitheim, dem Abschluß der schwäbischen Jura, gefunden und von Prof. E. Fraas beschrieben wurde, ist eine rein thalassitische Art der Thalassemyden (Küstenschildkröten). Die Costalplatten sind nicht voll verknöchert und reichen nicht ganz bis zum Rand, sondern lassen dazwischen Fontanellen erkennen. Die Rippen darunter gehen bis zum Rand des Discus. Von der 6. Costalplatte an wird der Discus wieder vollständig. Zu jeder Costalplatte gehört eine Rippe. Wo sich die Marginalplatten nicht fest an die Costalplatten anschließen, greifen die Rippen in die Marginalplatten ein (2.—5. Rippe). Die Knochenplatten des Plastron bilden ein zusammenhängendes Stück. Das Plastron bildet mit dem Discus keine Sternalbrücke, sondern legt sich fest an den Rand desselben an unter einem spitzen Winkel.

Die Schildkröten der Kreidezeit sind nicht sehr häufig; sie stehen mit denen der früheren Epoche in Verbindung. Süßwasserschildkröten, und zwar in der Form der Chelyden als auch in der der Emyden gibt es noch häufig in der Kreide; auch die Thalassemyden kommen noch vor. Bemerkenswert für diese Periode ist das erste Auftreten der Meerschildkröten und eines Trionyx. Bei weitem

reicher an fossilen Schildkröten als in Europa erweist sich die obere Kreide von Nordamerika (Chelonemydidae und Thalassemydidae). Zu den echten Meerschildkröten gehört die große Chelone Hoffmanni aus der Kreide von Mastricht. Auch treten schon reichlich die Vertreter der noch jetzt in den wärmeren Gewässern Amerikas heimischen Dermatemyden auf. — Die Tertiärperiode zeigt keinen großen Aufschwung der Schildkrötenfauna im Vergleich mit der oberen Kreide. Am ergiebigsten in bezug auf Vollständigkeit der Ueberreste ist das Eocän. Echte Landschildkröten werden noch immer vermißt; dagegen ist hier ein großer Reichtum an Trionychiden und Süßwasserschildkröten. — Im Oligocän zeichnen sich die Trionychia durch Häufigkeit aus. Thalassemyden sind in dieser Periode bis jetzt noch nicht gefunden worden. — Erst im Miocän sind echte Landschildkröten in größerer Zahl gefunden worden. In den jüngsten Tertiärablagerungen der Sivalikhügel am Himalaya hat man eine Landschildkröte (Colossochelys atlas), zu der Gattung Colossochelys s. Megalochelys gehörend, gefunden, welche in Rückenpanzer, Extremitäten und Schädel an Dimensionen bei weitem die Verhältnisse der größten jetzt lebenden Landschildkröte (Testudo elephantia Dum. et Bibr.) übertrifft. — Die aus dem Diluvium von Europa gefundenen Schildkröten schließen sich an Formen an, welche noch jetzt in kaum veränderter Gestalt existieren.

Die Herkunft und die Stammesgeschichte der Schildkröten ist noch in Dunkel gehüllt[1]). E. Fraas versucht im Anschluß an seine Studien über Thalassemys marina eine Entwickelungsreihe der Schildkröten aufzustellen, welche ich in wenigen Worten hier wiedergeben will, da sie als ein bedeutender Fortschritt in der Stammesgeschichte der Schildkröten zu bezeichnen ist.

Die Thalassemyden zeigen eine Mischung der Charaktere von Meer- und Süßwasserschildkröten; ihre Stellung im System ist bis jetzt noch recht unklar. Die Lederschildkröten (Dermochelydae) und Flußschildkröten (Trionychia) zeigen die geringste Verknöcherung der Schale. Sie sind „als hochentwickelte spezialisierte Cheloniden zu betrachten“ (Fraas). Fraas kommt zu dem Ergebnis, daß die Thalassemyden Formen von Sumpfschildkröten sind, die sich an das Meeresleben angepaßt haben. Prof. Fraas schließt sich völlig der Ansicht von O. Jaeckel an, daß die Meer- und Flußschildkröten, welche durch

1) Die lückenhafte Kenntnis der Schildkröten sieht Fraas darin begründet, daß uns nur wenige terrestrische Ablagerungen der mesozoischen Periode bekannt sind und diese immer spärlicher werden, je weiter wir in den geologischen Formationen zurückgreifen.

die Anpassung an das Meeresleben ihren Panzer verloren haben, von den Land- und Sumpfschildkröten abstammen, und nicht umgekehrt. Der Panzer der Landschildkröten ist eine Schutzvorrichtung, welcher die im Meer lebenden Schildkröten nicht mehr bedürfen. Wie alle fossilen Reptilien verlieren auch die Meerschildkröten mit dem Wasserleben ihren Panzer. Den Uebergang der Landschildkröten zu den pelagischen bilden die Süßwasserschildkröten, welche nach FRAAS die direkten Vorfahren der Meerschildkröten sind: flache Form der Schale (breite Fläche und Stabilität beim Schwimmen). Die Differenzierung zwischen den beiden heutigen Hauptgruppen der Schildkröten in Cryptodira und Pleurodira war bereits vor der oberen Juraperiode vor sich gegangen. Die Stammesgeschichte der letzteren reicht bis in die obere Trias zurück; es haben also schon damals typische Landschildkröten gelebt.

Von O. JAECKEL werden die Placodontier, welche gepanzerte, schildkrötenartige Meeressaurier im Untermuschelkalk der Trias waren, als die bezahnten Vorläufer der Schildkröten angesehen, was aber FRAAS, ebenso wie ZITTEL, in Abrede stellt. Von ZITTEL werden die Placodontia unter die Theromorpha und speziell unter die Anomodontia gestellt. Nach FRAAS stehen sie mehr bei den Sauropterygiern. Die Placodontia sind schon deshalb nicht als Vorläufer der Schildkröten zu bezeichnen, weil „solch spezialisierte Formen nie den Ausgangspunkt einer fast in derselben geologischen Periode bereits konsolidierten und im Aufbau ganz wesentlich abweichenden Tiergruppe wie die Schildkröten gewesen sein können" (FRAAS). Prof. FRAAS stellt als Resultat seiner Untersuchungen folgenden Stammbaum der Schildkröten auf, welcher eine sehr klare und ansprechende Definition der Stammesgeschichte der Schildkröten bildet.

1) Die Urformen der Schildkröten sind zurzeit noch nicht bekannt, scheinen jedoch mit den Anomodontiern (Theromorphen) am nächsten verwandt zu sein, aus denen auch die Placodontia entstammen, bei welchen eine homologe Hautverknöcherung vorkommt.

2) Der Stamm der Schildkröten ist durchaus einheitlich; die Differenzierungen traten erst auf, nachdem sich die wesentlichen Merkmale konsolidiert hatten.

3) Die erste Entwickelung der Schildkröten fand auf dem Land statt. Prof. FRAAS ist der Ansicht, daß dabei an grabende, in der Erde lebende Reptilien zu denken ist.

4) Die Differenzierung in Pleurodira und Cryptodira fällt bereits in die Triasperiode.

5) Die Pleurodira stellten von der Keuperzeit an Tiere dar, welche im allgemeinen auf dem Land leben und nur wenige, gering differenzierte marine Typen am Ende der Juraperiode und vielleicht auch in der Kreidezeit entwickelten.

6) Die Cryptodiren haben sich schon zu Ende der Jurazeit sehr verschiedenfach gestaltet. Die spätere Differenzierung in: Landschildkröten (Chersidae), Sumpfschildkröten (Emydidae), Alligatorschildkröten (Chelydridae) und Meerschildkröten (Chelonidae) war damals schon angebahnt.

7) Aus süßwasserbewohnenden Cryptodiren haben sich durch Anpassung an das Meerleben die Thalassemyden der obersten Jura entwickelt.

8) Entweder direkt aus Thalassemyden oder aber auf ganz analogem Weg der Anpassung haben sich die Meerschildkröten (Cheloniden) entwickelt, deren spezialisierteste Formen die Lederschildkröten (Dermochelyden) sind.

9) Die Flußschildkröten (Trionychiden) sind ein alter Zweig der Cryptoderen mit Differenzierung und Anpassung an das Süßwasserleben.

Ohne auf alle die strittigen Fragen der Schildkrötenentwickelung einzugehen, möchte ich meine Ansicht, welche den Anschauungen von E. FRAAS nahesteht, in folgenden Sätzen zum Ausdruck bringen.

Der Rückenpanzer der Schildkröten nimmt seinen Ursprung von segmentalen Hautknochen, welche mit den Rippen und mit den Dornfortsätzen der Wirbel verwachsen. Die segmentale Anordnung ist für die Reptilien als ursprünglich anzusehen, wie ich auch schon an anderen Stellen meiner Arbeit gezeigt habe. Bei den ins Meer gehenden Formen kann die Panzerung eine Rückbildung erfahren (Thalassemyden).

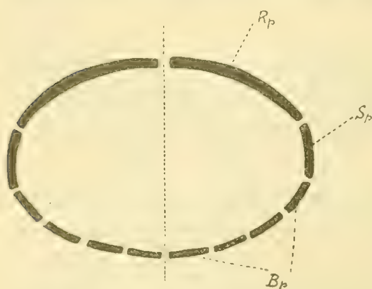
Diejenigen Fälle fossiler Schildkröten, in welchen der Panzer aus kleinen mosaikartigen Knochenplättchen besteht (z. B. Psephoderma alpinum H. v. MEYER und Placochelys placodonta JAECKEL) betrachte ich nicht als Repräsentanten eines ursprünglichen Zustandes, sondern denke an einen Zerfall der ursprünglichen Knochenplatten, in welchem man wohl mit FRAAS eine Folge der Anpassung an die marine Lebensweise sehen kann.

VIII. Die segmentale Anordnung der Hautknochen bei Aëtosaurus ferratus Fr.

(Hierzu Textfig. 18 und 19.)

Aëtosaurus ferratus aus dem Keupersandstein der schwäbischen Trias nimmt eine ganz besondere Stellung in dem System der Reptilien ein. Die „Aëtosaurus-Gruppe" bildet eine eigene Gruppe unter den Vorläufern der Krokodilier, welche von Zittel als selbständige Unterordnung (Pseudosuchia) an die Parasuchia oder Belodonten angeschlossen werden.

Diese Gruppe fossiler Reptilien ist für meine Betrachrung von besonderer Wichtigkeit, weil wir hier offenbar eine relativ ursprüngliche Art der Beschuppung vor uns haben, aus welchen sich leicht die Verhältnisse ableiten lassen, wie sie bei den echten Krokodiliern und bei den Schildkröten bestehen. Insbesondere ist die Tatsache von Wichtigkeit, daß die Panzerplatten bei Aëtosaurus deutlich segmental angeordnet sind.



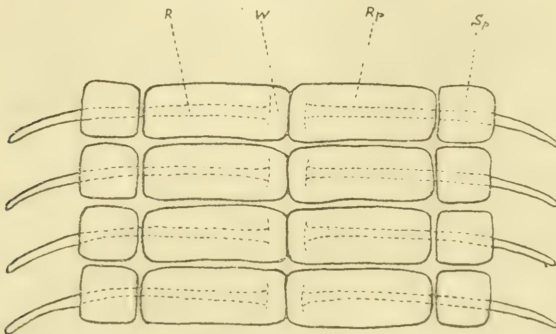
Textfig. 18. Panzerring von Aëtosaurus ferratus Fr. Schema. *Rp* Rückenplatte, *Sp* Seitenplatte, *Bp* Bauchplatten.

Der ganze eidechsenähnliche Körper des Aëtosaurus ferratus ist vom Hinterhaupt an bis zum letzten Schwanzwirbel in ein knöchernes Panzerhemd gehüllt, welches aus ca. 70 knöchernen Schuppenringen besteht. Diese dachziegelartig sich deckenden Schuppenringe bedecken den ganzen Leib. Jeder einzelne Panzerring setzt sich aus 12 Platten zusammen, wie uns Textfig. 18 schematisch darstellt. Zu beiden Seiten der medianen Rückenlinie liegen die paarigen großen rektangulären Knochenplatten *(Rp)*, welche in der Medianlinie zusammenstoßend die Oberseite des Tieres vollständig decken. Sämtliche Platten, welche kaudalwärts an Breite und an Größe abnehmen, sind über dem Rücken flach gewölbt; am Hals ist die Wölbung etwas stärker. Auf der nach außen gekehrten Seite zeigen alle Schilder ohne Ausnahme eine zarte radiäre Skulptur.

Kleinere, nahezu quadratische Platten sind zu beiden Seiten der oblongen Rückenplatten eingefügt. Auch diese Seitenschilder

(Sp) sind mit feinen radiären Furchen und Rinnen verziert. „Dadurch gewinnt der Schild das Aussehen einer gestreiften Muschelschale, etwa Mytilus“ (O. FRAAS). Auf dem Nacken liegen zierliche runde und ovale Schüppchen, desgleichen sind Vorder- und Hinterfuß mit äußerst zierlichen runden Schuppen bedeckt.

Ventralwärts schließen sich an die Seitenschilder die Bauchplatten an, von denen jederseits 4 zu einem segmentalen Ring gehören (Textfig. 18). Die Bauchplatten *(Bp)* sind viereckig und greifen dachziegelförmig übereinander. Nur die beiden mittelsten Platten decken sich nicht, sondern stoßen in der Mediane zusammen. Die Bauchplatten entsprechen in der Größe den Rückenschildern, d. h. jederseits die 4 Bauchplatten dem einen Rückenschilde (Textfig. 18).



Textfig. 19. Rückenmitte von Aëtosaurus ferratus FR. Schema. *R* Rippe, *W* Wirbelkörper, *Rp* Rückenplatte, *Sp* Seitenplatte.

Für die Tatsache, daß die Reptilienbeschuppung ursprünglich eine segmentale war, liefert uns Aëtosaurus den treffendsten Beweis. Textfig. 19 gibt uns ein Schema von der segmentalen Anordnung der Knochenplatten bei Aëtosaurus ferratus. Zu jedem Rippenpaar gehört ein Panzerring. Ueber jeder Rippe *(R)*, welche in *W* an den Wirbel anstößt, liegt eine Rückenplatte *(Rp)*, an welche sich die Seitenplatte *(Sp)* anschließt.

Aëtosaurus ferratus steht bezüglich seiner Beschuppung in der Stammesgeschichte der Reptilien einzig da. Wir haben unter den rezenten Reptilien keine Formen, welche ein derartig regelmäßiges System von Panzerplatten aufweisen. Die rezenten Krokodile zeigen zwar segmentale Rückenplatten in ähnlicher Anordnung, aber lateral und ventral sind kleinere Schuppen vor-

handen, welche keine segmentale Anordnung erkennen lassen. Auch sind Knochenplatten nur unter den dorsalen, gekielten Schuppen entwickelt, während bei Aëtosaurus der ganze walzenförmige Körper in ein vollkommen knöchernes Panzerkleid eingeschlossen ist.

IX. Schlußwort.

Um mich kurz zu fassen, will ich die Resultate meiner Untersuchungen, welche in den einzelnen Kapiteln ausgesprochen sind, hier nicht wiederholen. Ich will nur meiner Gesamtauffassung der Reptilienbeschuppung Ausdruck geben.

Nachdem HASE (1907) gezeigt hatte, daß bei den Knochenfischen und Ganoiden eine segmentale Anordnung der Schuppen den ursprünglichen Zustand darstellt, wies OTTO (1908) darauf hin, daß auch bei den Reptilien Fälle segmentaler Beschuppung vorkommen (Gongylus, OTTO p. 213). Er hält die Reptilienschuppe für homolog mit der Fischschuppe und stützt sich dabei in erster Linie auf diejenigen Fälle, in welchen unter der Hornschuppe eine entsprechende einheitliche Knochenschuppe liegt (Anguis, Pseudopus, Zonurus). Den Zerfall der Knochenschuppe in mehrere Platten (Gongylus, Scincus, Seps, Lygosoma, Aconthias, Mabuia und Ablepharus) hält er für eine sekundäre Abänderung. Ebenfalls sekundär ist der in vielen Fällen erfolgte Schwund der Knochenplatten.

Meine Befunde schließen sich an diejenigen von HASE und OTTO an und führen zu der Auffassung, daß für die Reptilien eine segmentale Anordnung der Schuppen das Ursprüngliche ist, wobei zu jeder Hornschuppe eine darunterliegende Knochenschuppe gehört[1]).

1) Nach dem Abschluß meiner Untersuchungen erschien die Arbeit von W. J. SCHMIDT, welche sich auf eine den Scincoiden nahestehende Form (Voeltzkowia mira BTTGR.) bezieht (W. J. SCHMIDT, Das Integument von Voeltzkowia mira BTTGR. in Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 94, 1910). SCHMIDT bestreitet die von OTTO ausgesprochene und auch von mir vertretene Auffassung, daß ursprünglich jede Hornschuppe einer Knochenschuppe entsprach. Ich glaube aber mit Bestimmtheit durch meine Befunde gezeigt zu haben, daß die Ansicht von SCHMIDT, „daß Horn- und Knochenschuppe in so hohem Grade voneinander unabhängig sind, daß ein formbestimmender Einfluß der einen auf die andere unwahrscheinlich wird“ (W. J. SCHMIDT, 1910, p. 640), nicht zutreffend ist.

Ich habe gezeigt, daß die Entwickelung der Knochenschuppen bei Anguis fragilis und bei Gongylus ocellatus mit der Entwickelung der Teleosteerschuppe die größte Aehnlichkeit besitzt; wir finden hier Knochenschuppen, welche in der Lage und Form den darüberliegenden Hornschuppen entsprechen und streng segmental gelagert sind. Jedem Myomer entsprechen jeweils zwei Schuppenreihen. Bei denjenigen Sauriern, bei welchen die Knochenplatten verschwinden und die Hornschuppen vermehrt werden, verwischt sich allmählich die segmentale Anordnung (z. B. bei den Lacertiliern und Ascalaboten).

Bei den Schlangen sind die Schuppen segmental angeordnet, und zwar so, daß auf jedes Segment eine Schuppenreihe kommt, aber sie entbehren der Verknöcherungen.

Bei den Krokodilen zeigen die großen Rückenschilder deutlich noch eine segmentale Anordnung. Die Ursprünglichkeit dieses Verhältnisses wird durch die segmentale Anordnung der Knochenplatten bei Aëtosaurus ferratus Fr. bewiesen.

Auch bei den Schildkröten besitzen die Rückenplatten die segmentale Anordnung; nur bei wenigen fossilen und marinen Formen (z. B. Psechoderma alpinum H. v. Meyer und Placochelys placodontia Jaeckel) ist an die Stelle der großen segmentalen Platten ein aus kleinen Mosaikplatten bestehendes Hautskelett getreten.

Wie bereits Zittel hervorhebt (welcher Ansicht ich mich völlig anschließe), führt der Stammbaum der Reptilien aller Wahrscheinlichkeit nach auf Urformen von lacertiler Gestalt zurück, die eine beschuppte Haut besaßen. Ursprünglich gehören Hornschuppen und darunterliegende Knochenschuppen zusammen, wie wir das bei Aëtosaurus ferratus sehen.

„Die Haut der Reptilien ist durch Verknöcherungen der Cutis und Verhornung der Epidermis zu einem förmlichen Hautskelett umgestaltet" (Zittel). In der Regel haben die Verhornungen und Verknöcherungen die Form von Schuppen (squamae), Schildern (scuta) oder Platten. Erstere legen sich dachziegelartig übereinander, wie besonders die Ophidier recht deutlich zeigen. Da die Verknöcherungen bei Schildkröten, Krokodilen und gewissen Dinosauriern infolge ihrer Mächtigkeit förmliche Panzer bilden, tritt die verhornte Epidermis gewöhnlich als Ueberzug der Knochenplatten auf und paßt sich in der Regel in Form und Umfang denselben an, nimmt aber auch oft eine selbständige von den darunterliegenden Knochenplatten unabhängige Beschaffenheit an wie bei

Schildkröten. Bei den letzteren geht jede Beziehung zwischen den Hornschildern und den Knochenplatten verloren; es kommt dann bei manchen Meerschildkröten zu dem erwähnten Zerfall der Knochenplatten und in manchen Fällen zu einem Schwund derselben.

Schließlich muß ich noch darauf hinweisen, daß auch die Rhynchocephalen nach aller Wahrscheinlichkeit früher Knochenschuppen gehabt haben; denn bei Hatteria punctata wurden Reste von Verknöcherungen in der Haut gefunden. Trotz der Mitteilung von A. Günther (Contributions to the Anatomy of Hatteria, 1867), welcher überhaupt die ersten näheren Angaben über die Haut dieser Brückenechse gab, daß „no part of the cutis contains any ossification“ (A. Günther, p. 620, zitiert nach Lwoff), ist dann von Lwoff [1]) nachgewiesen worden, daß in dem Kamm des Schwanzes Verknöcherungen vorkommen als „kleine Körnchen, welche dem unbewaffneten Auge sichtbar sind“. Diese kleinen Verknöcherungen, welche im Durchschnitt als rundliche oder ovale Platten von 0,3 mm Länge erscheinen, erstrecken sich nicht auf die ganze Länge des Kammes, sondern auf die Zähne des Kammes des Schwanzes; sie bilden „ein Körnchen in dem Vorderteil jedes Zahnes“ (Lwoff). Diese Befunde sind für die Phylogenie der Rhynchocephalen von Bedeutung, zeigen sie doch, daß auch hier noch ursprünglich ein aus Knochenplatten bestehendes Schuppenkleid vorhanden war, welches erst im Laufe der weiteren phylogenetischen Fortentwickelung rudimentär wurde. Aus den Rhynchocephalen haben sich die Lacertilia und die Ophidia entwickelt, welche aber den Höhepunkt ihrer Entwickelung erst in der Jetztzeit erreichten. Die Lacertilia und die Ophidier werden daher mit Recht von Zittel als die jüngsten Seitenäste des Reptilienstammes bezeichnet. Die übrigen Ordnungen der Reptilien haben sich schon im paläozoischen und Beginn des mesozoischen Zeitalters abgezweigt und derart rasch differenziert, daß ihre phylogenetischen Beziehungen sowohl untereinander als zu den Urreptilien ziemlich verwischt erscheinen, worauf bereits Zittel hinwies.

Die phyletischen Stufen der Umbildung der Reptilienbeschuppung sind meiner Ansicht nach folgende:

---

1) Lwoff, W., Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. de Moscou, T. LX, 1884.

1) Segmentale Hornschuppe mit darunterliegender Knochenschuppe. Auf ein Segment kommen eine Schuppenreihe oder durch Verdoppelung zwei Schuppenreihen.

2) Zerfall der Knochenschuppe in mosaikartige Plättchen (wie z. B. bei den Scincoiden).

3) Schwund der Knochenschuppe.

4) Vermehrung der Hornschuppen und Verlust der segmentalen Anordnung.

Stuttgart, im Mai 1910.

Literaturverzeichnis.

1) Batelli, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Reptilienhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVII, 1880.

2) Bedriaga, J. v., Beiträge zur Kenntnis der Lacertiden. Abh. d. Senckenbg. Naturf. Ges. Frankfurt a/M., 1886.

3) Blanchard, Emile, Recherches anatomiques et physiologiques sur le système tégumentaire des Reptiles (Sauriens et Ophidiens). Annales d. Siences nat., Série Zool., T. XV, 1861, p. 375—381.

4) Blanchard, R., Recherches sur la structure de la peau des Lézards. Bull. de la Soc. Zool. de la France, 1880.

5) Cartier, O., a) Studien über den feineren Bau der Epidermis bei den Geckotiden. Verh. d. Würzb. phys.-med. Ges., N. F., Bd. III, 1872.

6) — b) Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. I. Abt.: Die Epidermis der Geckotiden. Arb. aus d. zool. Inst. in Würzburg, Bd. I, 1874, p. 83—96.

7) — c) Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. II. Abt.: Ueber Wachstumserscheinungen der Oberhaut von Schlangen und Eidechsen bei der Häutung. Verh. d. Würzb. phys.-med. Ges., N. F., Bd. V, 1874.

8) Davies, H. R., Die Entwickelung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentalgebilden. Morph. Jahrb., Bd. XV, 1889.

9) Duméril, A. et Bibron, G., Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles, Paris 1837.

10) Fraas, Eb., a) Thalassemys marina E. Fraas aus dem oberen weißen Jura von Schnaitheim nebst Bemerkungen über die Stammesgeschichte der Schildkröten. Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturkunde in Württemberg, Jahrg. 59, Stuttgart 1903.

11) — b) Die Schwäbischen Trias-Saurier. Festgabe d. K. Natur.-Kab. in Stuttgart zur 42. Vers. d. Deutsch. geol. Ges. in Stuttgart. Stuttgart 1896.

12) Fraas, O., Aëtosaurus ferratus, die gepanzerte Vogel-Echse aus dem Stubensandstein bei Stuttgart. Festschr. d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg zur Feier d. 400-jähr. Jubiläums der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen, 1877.

13) Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Leipzig 1898.

14) Götte, A., Ueber den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbeltieren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII, 1897.

15) Haeckel, E., Systematische Phylogenie. Leipzig 1894.

16) Haller, B., Vergleichende Anatomie, p. 471—477. Jena 1904.

17) Heusinger, System der Histologie, Eisenach 1822.

18) Hase, A., Ueber das Schuppenkleid der Teleosteer. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLII, 1907.

19) Hoffmann, K. C., a) Reptilien (in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches). Leipzig 1890.

20) — b) Weitere Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrb., Bd. XI, 1886.

21) Kerbert, C., Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIII, 1876.

22) Kölliker, Entwickelungsgeschichte, II. Aufl. Leipzig 1879.

23) Krauss, F., Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei den Sauriern und Krokodilen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXVII, 1906.

24) Lachmann, H., Die Reptilien und Amphibien Deutschlands in Wort und Bild. Berlin 1890.

25) Lataste, M., Notes sur les canaux prétendus aérifères qui se voient dans les écailles ossifiées des Scincoides. Comptes rend. de la Soc. de Biologie, 13. Mai 1876.

26) Leydig, Fr., a) Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.

27) — b) Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a/M. 1857.

28) — c) Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. Germ. Nat. Cur., T. XXXIV. Dresden 1868.

29) — d) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

30) Leydig, Fr., e) Ueber die äußeren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. IX, 1873.

31) — f) Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XII, 1876.

32) — g) Besteht eine Beziehung zwischen Hautsinnesorganen und Haaren? Biol. Centralbl., 1893.

33) Lwoff, W., Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. de Moscou, T. LX, 1884.

34) Matschie, P., Kriechtiere und Vögel (in „Hausschatz des Wissens", Abt. VI: Das Tierreich, Bd. II), 1897.

35) Maurer, Fr., a) Hautsinnesorgane, Federn und Haaranlagen. Morph. Jahrb., Bd. XVIII, 1892.

36) — b) Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.

37) Oppenheimer, E., Ueber eigentümliche Organe in der Haut einiger Reptilien. Morph. Arbeiten, Bd. V, 1896.

38) Otto, H., Die Beschuppung der Brevilinguier und Ascalaboten. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLIV, 1908.

39) Rathke, H., Untersuchungen über die Entwickelung und den Körperbau der Krokodilen. Braunschweig 1866.

40) Reh, Die Schuppen der Säugetiere. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIX, 1895.

41) Römer, Zur Frage nach dem Ursprung der Schuppen der Säugetiere. Anat. Anz., Bd. VIII, 1893.

42) Schmidt, W. J., Das Integument von Voeltzkowia mira Bttgr. Ein Beitrag zur Morphologie und Histologie der Eidechsenhaut. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCIV, 1910, Heft 4.

43) Schreiber, E., Herpetologia Europaea, Systematische Bearbeitung der europäischen Reptilien und Amphibien. Braunschweig 1875.

44) Schulze, F. E., Ueber cuticulare Bildung und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. V, 1869.

45) Sokolowsky, A., a) Ueber die äußere Bedeckung der Lacertilier. Ein Beitrag zur Phylogenie der Lacertilien. Zürich 1899.

46) — b) Die Variation der Schuppenbildung des Kopfes von Scincus off. Gray. Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904, p. 754 bis 761.

47) Voeltzkow, A., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwickelung der äußeren Körperform von Crocodilus madagascariensis Grand. Abh. d. Senkenbg. Naturf. Ges. Frankfurt a/M., Bd. XXVI, 1899.

48) Weber, M., a) Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen der Säugetiere. Anat. Anz., Jahrg. 8, No. 12 und 13, 1893.

49) Weber, M., b) Zur Frage nach dem Ursprung der Schuppen der Säugetiere. Anat. Anz., Jahrg. 8, 1893, No. 18 und 19.

50) Werner, F., a) Ueber die Schuppenbekleidung des regenerierten Schwanzes bei Eidechsen. Sitz.-Ber. d. Akad. Wien, Bd. CV, 1896.

51) — b) Beiträge zur Biologie der Reptilien und Batrachier. Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904.

52) Wiedersheim, R., a) Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 7. Aufl. Jena 1909.

53) — b) Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus. Morph. Jahrb., Bd. I, 1876.

54) Zittel, K. A., Handbuch der Paläontologie. Abt. I: Paläozoologie, Bd. III. München und Leipzig, 1887—1890.

Erklärungen der Text- und Tafelfiguren.

Durchgehende Bezeichnung.

ags äußere Grenzschicht der Cutis
bifib Bindegewebsfibrillen
biz Bindegewebszellen
bs Basalschicht der Epidermis
dbi derberes Bindegewebe
cut Cutis
dml dorsale Mittellinie
ep Epidermis
ept Epitrichialschicht
e' neue Epitrichialschicht
epf Epidermisfalte
gef Gefäß
gr Grenze der Cutis und mit ihr der Pigmentschicht
glh Glashaut
hns Hornschuppe
int Integument
kns Knochenschuppe
knpl Knorpelplatte
knz Knochenzellen
ks Körpersegment
lbi lockeres Bindegewebe
m Muskulatur
mr Markräume
mk Markkanäle
my Myomeren
pigm Pigmentschicht
pigz Pigmentzellen
plep Plattenepithel
RM Rete Malpighii
rqu Rippenquerschnitt
squ Schuppe
s embryonale Schleimschicht
strl Stratum lucidum
scbl Scleroblasten
sk Schuppenkeim
schf Schuppenfuß
tsp Teilspalt
ugs untere Grenzschicht der Cutis
ve Vorderende der Schuppe
w Wirbelkörper.

Tafel 28.

Fig. 1. Hautstück von Anguis fragilis (6 cm) aus der Rückenmitte. Erstes Stadium der Entwickelung der Knochenschuppe. Bei *sk* die erste Schuppenanlage (Schuppenkeim). Die Epidermis besteht aus der Epitrichialschicht *(ept)*, der darunterliegenden Hornschicht *(hns)*, dem folgenden Stratum lucidum *(strl)* und der Schleimschicht *(RM)*. Das Pigment *(pigm)* reicht noch in die Epidermis hinein. Die Cutis besteht noch aus embryonalem Bindegewebe mit runden Zellen *(biz)*. Färbung mit Alaunkarmin. Längsschnitt. Gez. mit Ok. 5 und Oelimmersion (Leitz) $^1/_{12}$.

Fig. 2. Hautstück von Anguis fragilis (13 cm) aus dem hinteren Teil des Rückens. Drittes Stadium. Die junge Knochenschuppe *(kns)* ist zwischen den Scleroblastenschichten angelegt. Die schräge, dachziegelartige Deckung der Knochenschuppen hat sich schon vollzogen. Die Epidermis zeigt dieselbe Struktur wie in Fig. 1. Neu hinzu kommt die unter der Hornschicht auftretende neue Epitrichialschicht *(e')*. Mit *a* ist die Strecke bezeichnet, welche stärker vergrößert in Textfig. 2 wiedergegeben ist. Färbung wie in Fig. 1. Längsschnitt. Gez. mit Ok. 5 und Oelimmersion (Leitz) $^1/_{12}$.

Fig. 3. Hautstück von Anguis fragilis (16 cm) aus der Rückenmitte. Viertes Stadium. Die Knochenschuppe ist völlig ausgebildet. Das derbere Bindegewebe umhüllt die Knochenschuppe vollständig (Schuppentasche). Die Epidermis wie in Fig. 1. Die Glashaut *(glh)* deutlich sichtbar. Ein Strang derberes Bindegewebe *(dbi)* verläuft von Knochenschuppe zu Knochenschuppe. Blutgefäße *(gef)* und vereinzelte Pigmentzellen *(pigz)* in dem lockeren Bindegewebe *(lbi)* reichlich vorhanden. Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield und Ammonium-Rubinpikrat. Längsschnitt. Gez. mit Ok. 5 und Oelimmersion $^1/_{12}$ (Leitz).

Fig. 4. Hautstück von Gongylus ocellatus (Jugendstadium) aus dem hinteren Teil des Rückens. Erstes Stadium der Entwickelung der Knochenschuppe. Der Schuppenkeim *(sk)* ist in die Länge gestreckt. Die Scleroblasten *(sclb)* ordnen sich in zwei Reihen an. Die Epidermis wie in Fig. 1. Das Pigment reicht noch in die Epidermis hinein. In dem lockeren Bindegewebe finden wir noch teilweise runde Bindegewebszellen. Die Richtung des Schuppenkeims verläuft annähernd parallel mit der Richtung der darüberliegenden Hornschuppe. Färbung mit Alaunkarmin. Längsschnitt. Gez. mit Ok. 5 und Oelimmersion (Leitz) $^1/_{12}$.

Fig. 5. Hautstück von Gongylus ocellatus (5 cm) aus der Rückenmitte. Zweites Stadium. Zwischen den beiden Scleroblastenschichten tritt die dünne Kalkplatte auf. Die ganze Knochenschuppe wird von dem derben Bindegewebe in eine „Schuppentasche“ eingeschlossen. Das Vorderende *(ve)* der Knochenschuppe ragt tief in die Cutis hinein. Ein Strang derbes Bindegewebe geht von einer Schuppentasche zur nächsten. Zahlreiche Pigmentzellen liegen der unteren Fläche der Knochenschuppe nahe an. Die Epi-

dermis genau wie in vorhergehender Figur. Färbung mit Alaunkarmin. Längsschnitt. Gez. mit Ok. 5 und Syst. 6 (Leitz).

Fig. 6. Hautstück von Gongylus ocellatus (9 cm) aus der Rückenmitte. Drittes Stadium. Die Knochenschuppe ist völlig entwickelt und setzt sich aus mehreren Kalkplatten zusammen. Die Knochenplatten sind von dem derben Bindegewebe in eine „Schuppentasche" eingeschlossen. Ein Strang derberes Bindegewebe verläuft auch hier von Schuppentasche zu Schuppentasche. Das Tier stand vor der Häutung; denn die neue Epitrichalschicht *(e')* ist bereits angelegt. Sonst zeigt die Epidermis das gewöhnliche Aussehen wie in vorhergehenden Figuren. Pigment ist in der Epidermis nicht mehr vorhanden. Es bildet eine breite Schicht *(pigm)* in der obersten Grenzschicht der Cutis. Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield und Ammonium-Rubinpikrat. Längsschnitt. Gez. mit Ok. 5 und Syst. 6 (Leitz).

Das Gehirn eines niederen Insektes (Lepisma saccharina L.).

Von

Dr. **Otto Böttger** (Rastenberg i. Thür.).

Hierzu Tafel 29—30 und 6 Figuren im Text.

Einleitung.

Im Zoologischen Institut der Universität Jena sind bis jetzt zwei Arbeiten über die Gehirne der Insekten gemacht worden. C. Jonescu hat das Gehirn der Biene bearbeitet und H. Pietschker das Ameisengehirn eingehend untersucht. Von Herrn Professor Dr. H. E. Ziegler wurde ich darauf aufmerksam gemacht, daß es interessant sein müßte, nun auch das Gehirn eines der niedersten Insekten genauer zu studieren, nachdem man bei den höheren Insekten (Hymenopteren) so gute Resultate erhalten hatte. Ich entschloß mich, einen Vertreter der Apterygoten zu nehmen, und zwar wählte ich das in Häusern nicht selten vorkommende Silberfischchen (Zuckergast, Lepisma saccharina L.), da ich hiervon leicht genügend Material bekommen konnte und die ziemlich weichen Tiere auch in technischer Hinsicht keine Schwierigkeiten zu bieten schienen; es glückte mir auch, nach einigen mißlungenen Versuchen, geschlossene Schnittserien zu erhalten.

Es ergab sich, daß das Gehirn von Lepisma von allen bis jetzt bekannten Insektengehirnen erheblich abweicht, ja sogar Teile aufweist, welche bis jetzt noch nirgends beobachtet wurden. Es ist daher für die vergleichende Anatomie des Insektengehirns von besonderer Wichtigkeit. In der Literatur sind über das Gehirn von Lepisma nahezu gar keine Angaben enthalten.

Ich begann die vorliegende Arbeit im Zoologischen Institut zu Jena auf Rat des Herrn Professor Dr. H. E. Ziegler und habe sie dann, als derselbe einen Ruf an die Königl. Technische Hochschule in Stuttgart annahm, im Zoologischen Institut dieser Hochschule vollendet.

Es drängt mich, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herr Professor Dr. H. E. Ziegler, für die liebenswürdige Unterstützung, die er mir bei meiner Arbeit zuteil werden ließ, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Historischer Teil.

Ueber die Versuche von der Gliederung des Insektengehirns einen Schluß auf die Gliederung des Insektenkopfes zu ziehen, wie sie Viallanes, Janet, Haller und Kenyon unternommen haben, und über die Theorie von der Entstehung des Ober- und Unterschlundganglions aus der Verschmelzung von je 3 Ganglienpaaren ist von Jonescu ausführlich berichtet worden. Hier noch einmal darauf einzugehen, ist wohl überflüssig; aber es dürfte nützlich sein, einmal eine Uebersicht über alle bis jetzt bearbeiteten Insektengehirne und die hauptsächlichsten Resultate der betreffenden Arbeiten zu geben. Ich werde dabei der besseren Uebersicht halber systematisch vorgehen und das System von Hertwig zugrunde legen; und zwar will ich die Reihe der Insektenordnungen von oben nach unten vornehmen, also von den am höchsten stehenden Ordnungen zu den niederen gehen.

Lepidopteren.

Beginnen wir mit der Betrachtung des Lepidopterengehirns. Als Autoren sind hier Flögel (1878) und Berger (1878) zu nennen. Flögel hat eine ganze Reihe von Lepidopteren untersucht, sowohl Imagines als auch Raupen und Puppen. Er hat Schnittserien durch das Gehirn der Imagines von Cossus ligniperda, Sphinx Ligustri, Vanessa polychloros, ferner der Raupen von Pontia brassicae, einer Euprepia, einer nicht bestimmten Noctuine und Sphinx Ligustri, endlich der Puppen von Saturnia Carpini und Sphinx Ligustri gemacht. Er schildert die Befunde bei Cossus ligniperda (Imago) an der Hand einer Serie von 120 Frontalschnitten etwas genauer. Die Verhältnisse bei Sphinx Ligustri und Vanessa sind ähnlich. Bei Cossus sieht man jederseits zwei Becher, die vollkommen die Becherform haben, ungefähr so wie im jugendlichen Ameisengehirn. „Die Wand ist dick, die Höhlung nicht bedeutend, die Zahl der Zellen gering.“ Die äußeren Becher sind gegen die inneren nach hinten verschoben. Die Hinteräste[1]) verschoben.

1) Sie entsprechen den Stielen der pilzförmigen Körper bei den Bienen und Ameisen.

einigen sich und gehen als gemeinsamer Hinterast nach vorn. Am Zentralkörper ist die horizontale Teilung vorhanden. Unterhalb des Zentralkörpers liegen die beiden Hinterenden des Balkens. Von der Verschmelzungsstelle des Balkens mit dem Hinterast geht das Vorderhorn ab. Dieses hat keine Aehnlichkeit mit dem bei Blatta; es sind hier wahrscheinlich mehrere Aeste, die an der Oberfläche des Gehirns enden. Schon bei Forficula fand FLÖGEL den Anfang zu einer weiteren Differenzierung dieses Gebildes, wie wir später sehen werden. Die Geruchskörper des Lobus olfactorius sind sehr groß und liegen hauptsächlich an der Peripherie. Das ganze Gerüst (Balken, Vorderhorn, Hinterast und Becher), das bei Blatta so in den Vordergrund tritt, verschwindet in dem Cossusgehirn neben der Masse der umhüllenden Faserzüge. Denn wir haben deutliche Faserstruktur und keine Punktsubstanz, wie LEYDIG annimmt. — Das Gehirn von Sphinx Ligustri schließt sich eng an das von Cossus an; das Vorderhorn ist ebenso kompliziert gebaut. — Ebenso Vanessa; nur sind hier im ganzen wahrscheinlich nur zwei Becher vorhanden. Von jedem gehen aber zwei Bündel ab. — Bei Cheimatobia brumata scheinen die Becher auf jeder Seite zu einem einzigen verschmolzen zu sein; die beiden Hinteräste jedoch entspringen in gesonderten Abschnitten derselben. Der Lobus olfactorius ist gut ausgebildet; der Zentralkörper ist vorhanden.

BERGER hat bei den Lepidopteren auch jederseits einen pilzförmigen Körper erkannt. „Nach der oberen, nach hinten gelegenen Oberfläche des Gehirns bemerkt man jederseits eine Ansammlung von Marksubstanz, die von einer dünnen Lage des kleinzelligen Rindenbeleges bedeckt ist.“ BERGER beobachtet ferner bei Pieris einen Faserzug, der den Zentralkörper mit den Bechern derselben Seite verbindet.

Aphanipteren.

Ueber das Gehirn der Aphanipteren (Flöhe) habe ich keine Arbeit vorgefunden.

Dipteren.

Mit dem Dipterengehirn haben sich FLÖGEL, BERGER, BELLONCI und CUCCATI beschäftigt. Ferner hat VIALLANES eine Arbeit über das Ganglium opticum einiger Dipterenlarven veröffentlicht. FLÖGEL (1878) gibt eine kurze Beschreibung des Gehirns von Tabanus bovinus. Der Astwinkel, in dem sich Vorderhorn, Hinterast und Balken scheiden, liegt im Gehirn weiter vorn als der Zentral-

körper. Vorderhorn und Balken hat er nicht deutlich verfolgen können, wohl aber den Hinterast. Das Ende des Vorderhorns an der Vorderfläche ist ihm zweifelhaft. Die Erkennung der Becherzellengruppe ist erschwert, da diese Zellen nur wenig kleiner sind als die benachbarten Zellen. Sie liegen an der Hinterfläche des Gehirns. — Musca vomitoria, Stomoxys calcitrans und Psila fimetaria, durch deren Gehirn er auch Schnitte hergestellt hat, hält er zur Untersuchung nicht für geeignet. Hier kann er die Becherzellen nicht mehr von den umliegenden Gruppen trennen. Zentralkörper, Astwinkel und Vorderhorn sind deutlich zu sehen. — Bei allen von ihm untersuchten Dipteren enthält der gut ausgebildete Lobus olfactorius zahlreiche große Geruchskörper, die eine besondere Anordnung wie bei den Schmetterlingen nicht erkennen lassen.

Weiter hat Berger (1878) das Gehirn von Musca vomitoria (Schmeißfliege), Musca caesar (Goldfliege) und Musca domestica (Stubenfliege) studiert. Er findet auch eine ansehnliche Antennenanschwellung, die aus rundlichen Ballen besteht. Die Antennenanschwellungen der beiden Seiten sind durch eine breite Kommissur verbunden. Ferner liegt an der vorderen Hirnfläche, und zwar nach oben, jederseits ein ovaler, aus Marksubstanz bestehender Körper, der von einer dünneren Schicht des Rindenbeleges überzogen wird — der pilzförmige Körper. Die beiden pilzförmigen Körper sind hier also in einen einzigen verschmolzen. — Die Mücke ist von Berger und Bellonci untersucht. Cuccati (1888) hat Somomya erythrocephala bearbeitet.

Rhynchoten.

Aus der Ordnung der Rhynchoten (Schnabelkerfe) ist nur ein Vertreter der Hemiptera (Wanzen), nämlich Syromastes marginatus auf sein Gehirn hin studiert worden, und zwar von Flögel (1878). Dieser schreibt: „Soweit ich nach der einzigen untersuchten Art Syromastes marginatus mir ein Urteil zu bilden vermag, ist das Gehirn der Hemiptera nach einem anderen Typus angelegt als das der bisher behandelten Insektenordnungen. Eine Schnittreihe von 78 Nummern zeigt, daß es einen großen, schön ausgebildeten Zentralkörper gibt. Von dem Gerüst sehe ich nichts, was mit Bestimmtheit auf die uns bekannten Teile zurückzuführen wäre und bedarf der Gegenstand weiterer Untersuchung an größeren Tieren. An der Hinterfläche des Syromastesgehirns liegt in jeder Hemisphäre ein großer, nierenförmiger Körper, von

dem aus ein Faserbündel schräg abwärts bis in die Nähe der Zentralkörperspitze läuft. Ob dieser Körper das Homologon der Becher ist, etwa der verschmolzenen Bechersubstanz von Forficula ähnlich? Dann fehlt aber die Ansammlung von Zellen ganz und gar. Der Lobus olfactorius besteht hier ebenso wie bei den Dipteren."

Hymenopteren.

Sehr eingehend ist das Gehirn der Hymenopteren studiert worden. Wohl jeder Forscher, der sich mit dem Insektengehirn beschäftigt hat, hat einen oder mehrere Vertreter dieser Ordnung untersucht. Dies ist ja auch ganz natürlich; muß man doch gerade bei den Hymenopteren, zu denen die am höchsten stehenden sozialen Insekten, wie Biene und Ameise, gehören, die größte Vollkommenheit im Bau des Gehirns der Insekten erwarten. Ich will nur eine kurze Uebersicht über diese Arbeiten geben. Ueber die Biene (Apis mellifica) liegen Untersuchungen vor von SWAMMERDAM, CUVIER, TREVIRANUS, DUJARDIN, LEYDIG, BRANDT, DIETL, FLÖGEL, BERGER, HALLER und KENYON. Die neueste Arbeit, in der die Resultate aller übrigen zusammengefaßt sind, ist die von JONESCU. — Das Ameisengehirn haben bearbeitet DUJARDIN, LEYDIG (rote Ameise), FOREL (Lasius), RABL-RÜCKHARD (Formica rufa, Lasius niger [Larve und Puppe], Lasius fuliginosus) und PIETSCHKER (Camponotus ligniperdus, Stenamma und Lasius). — Das Wespengehirn haben DUJARDIN, LEYDIG (Vespa rufa und V. crabro) und VIALLANES (Vespa vulgaris und V. crabro) untersucht; ferner FLÖGEL (Vespa vulgaris, V. crabro, Pompilius viaticus, die Ichneumoniden Cryptus und Bracon, die Blattwespe Tenthredo ribis, die Gallwespe Cynips quercus folii) und J. CARRIÈRE (Polistes gallica). — Schließlich ist noch die Hummel anzuführen, deren Gehirn von DUJARDIN, LEYDIG und FLÖGEL studiert wurde.

Auf den Bau des Hymenopterengehirns will ich nicht eingehen, sondern möchte nur auf die Arbeiten von C. JONESCU und H. PIETSCHKER verweisen. Beide Arbeiten geben eine genaue Beschreibung des Bienen- bezüglich Ameisengehirns[1]).

1) Während des Druckes dieser Abhandlung erschien die interessante Arbeit von HANS VON ALTEN „Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns" (Jen. Zeitschr., Bd. XLVI, 1910), welche sich auf verschiedene Hymenopteren bezieht.

Coleopteren.

An die Ordnung der Hymenopteren wollen wir die der Käfer (Coleopteren) anschließen. Auf diesem Gebiete liegen Arbeiten vor von Faivre (Dyticus), Leydig (Dytiscus marginalis), Flögel (Dytiscus marginalis, Melolontha, Geotrupes stercorarius, mehrere Cantharisarten), Berger (Dytiscus marginalis und Hydrophilus piceus) und Dietl (Carabus violaceus).

Nach Leydig (1864) ist der Bau des Gehirns von Dytiscus ein ganz anderer als der des Hymenopterengehirns. Er vermißt auf den ersten Blick ein Gebilde, das mit den pilzförmigen Körpern der Hymenopteren verglichen werden kann. „Die eigentlichen Hirnwölbungen werden nicht mehr, wie es bei der Larve der Fall ist, von einer gleichmäßigen, zelligen Rindensubstanz eingenommen, sondern diese hat sich in eine größere Zahl von Ganglienkugelnpakets gesondert. Immer nehmen diese verschiedenen Gruppen bestimmte Hirngegenden ein.“ Leydig entdeckt die Cerebralkommissuren und zeigt deutlich die eine, die die beiden Cerebralloben verbindet. Die Sehlappen haben sich gleichsam vom Gehirn abgetrennt und bleiben nur durch einen Stiel mit demselben verbunden. Der Sehlappen besteht wie bei der Ameise aus drei scharf abgegrenzten Portionen.

Dietl (1876) konnte bei Carabus violaceus an den Hemisphären nichts entdecken, was den pilzförmigen Körpern entspräche. Er spricht aber die Vermutung aus, daß das pilzförmige Organ „in veränderter Gestalt in die Augenanschwellung verlegt sei“. Dieser Ansicht stimmte Berger nicht bei.

Flögel (1878) erblickt auf Frontalschnitten die vier Becherzellengruppen ohne Schwierigkeit (= Leydigs Pakete kleiner Zellen). Ferner sieht er Hinterast (Stiel), Balken und Vorderhorn. Der Lobus olfactorius ist sehr klein, enthält aber zahlreiche Geruchskörper. Ein Zentralkörper (zentraler Knoten, Leydig) ist vorhanden. Bei Melolontha scheinen die vier Becherzellengruppen im Vergleich zu Dytiscus ganz bedeutend vergrößert zu sein.

Berger (1878) hat ebenfalls Dytiscus marginalis und außerdem noch Hydrophilus piceus als Objekte zur Untersuchung gewählt. Die Antennenanschwellung liegt nach vorn und unten und ist verhältnismäßig klein. Berger hält zwei nahe aneinander liegende, namentlich bei Hydrophilus deutlich voneinander geschiedene Partien im Rindenbeleg an der hinteren oberen Fläche des Gehirns für die Analoga der pilzförmigen Körper. Sie unter-

scheiden sich durch die Kleinheit der sie zusammensetzenden Elemente von dem übrigen Rindenbelege. Aus jedem Becher entspringt ein Stiel von Nervenfasern; wir haben also jederseits einen inneren und einen äußeren Stiel. Die Stiele jeder Seite verlaufen nach vorn und unten und vereinigen sich zu einem Bündel, das dieselbe Richtung eine kurze Strecke beibehält. Dieses Bündel teilt sich dann in einen äußeren Ast, der an der vorderen oberen Hirnoberfläche schwach kolbig angeschwollen endet, und einen inneren Ast, der bis unter das fächerförmige Gebilde (Zentralkörper) verläuft und dort mit dem gleichartigen Faserbündel der anderen Hirnhälfte in der Medianlinie zusammentrifft. Fasern treten von dem einen Bündel in das andere nicht über, wie dies auch Leydig bereits beobachtet hat. Berger sagt auch, daß das Augenganglion mit dem übrigen Gehirn durch einen Nerv verbunden sei. Das fächerförmige Gebilde (Zentralkörper) erscheint sowohl in Horizontal-, als auch in Frontalschnitten linsenförmig.

Neuroptera.

Ueber das Gehirn der Neuropteren (Netzflügler) habe ich keine Arbeit vorgefunden. Flögel stellt zwar Aeschna grandis, Aeschna mixta und Libellula in diese Ordnung und bespricht an dieser Stelle auch ihr Gehirn. Ich werde darauf in der Ordnung der Archipteren oder Pseudoneuropteren zurückkommen, da sie im Hertwigschen System dort einzureihen sind.

Orthoptera.

Neben den Hymenopteren sind die Orthopteren (Geradflügler) am meisten zur Untersuchung herangezogen worden; vor allem ist das Gehirn von Periplaneta orientalis eingehend studiert worden. Es liegen über diesen Geradflügler Arbeiten vor von Flögel, Newton, Bellonci und Haller. Flögel (1878) ist der erste, der eine eingehende Beschreibung gibt. Er spricht von einer Art stützendem Gerüst, das aus dem Balken, dem Vorderhorn, dem Hinterast, den beiden Bechern und dem Zentralkörper besteht. Bis auf letzteren liegen diese Bestandteile paarig zu beiden Seiten der Medianlinie. Der Zentralkörper ist unpaar. Paarig sind ferner noch der Lobus opticus und der Lobus olfactorius, seitliche Vorsprünge des Gehirns. Der Zentralkörper liegt in der Mitte der Gehirns; er ist oben gewölbt, unten meist eben und an den Seiten zugespitzt. Er setzt sich aus einer oberen massigeren und einer unteren kleineren Hälfte zusammen. Die obere Hälfte

ist in acht Abschnitte gegliedert; bei der unteren ist diese Gliederung weniger deutlich. Verursacht wird diese Erscheinung durch Bündel von wenigen dicken Nervenfasern, die in regelmäßigen Abständen von hinten und oben in den Zentralkörper eintreten. Hinter dem Zentralkörper beschreibt Flögel zwei kleinere Massen von netzförmiger Substanz, die Dorsalknolle und die Basalknolle. Ganglienzellen enthält der Zentralkörper nicht. Unterhalb des Zentralkörpers liegen horizontal die beiden Balken. Ihre Trennungsfläche nennt er Balkennaht; diese enthält weder Zellen noch Fasern. In dem sogenannten Astwinkel teilt sich das Außenende des Balkens in Vorderhorn und Hinterast. Ersteres verläuft nach vorn und oben und endigt blind an der Oberfläche des Gehirns, anscheinend unmittelbar unter dem Neurilemm. Der Hinterast besteht aus zwei Aesten, einem inneren und einem äußeren, die nach dem inneren und dem äußeren Becher derselben Seite verlaufen. Der äußere Becher liegt etwas weiter nach hinten als der innere. An jedem Becher unterscheidet er Grund, innere Wandfläche, Rand und Außenfläche. Angefüllt sind die Becher mit zahllosen kleinen Zellen, zwischen denen man feine Fäserchen sieht. Das Gerüst ist fast von allen Seiten durch Fasern umhüllt. Im Lobus opticus hat er die drei von Leydig benannten Kerne gesehen. Im Lobus olfactorius findet er 100—150 rundliche Ballen, die Geruchskörper; ihre Masse ist fein netzförmig. Umgeben werden sie von einer Rinde von Ganglienzellen. Zwischen diesen Geruchskörpern verlaufen unzählbare, sehr feinste Nervenfasern. An der Hinterfläche des Gehirns liegen noch zwei kleine ovale Ganglien; sie enthalten keine Fasern, sondern nur Zellen, und sind je durch einen Stiel mit dem Gehirn verbunden.

Ferner hat Newton (1879) über Blatta gearbeitet. Sein Werk liegt mir nicht vor, sondern nur einige Auszüge. Wesentlich Neues über das Blattagehirn bringt er nicht.

Belloncі (1881—1882) hat (nach Viallanes) bei Blatta einen Fasertraktus, der den Lobus olfactorius mit dem pilzförmigen Körper und dem Ganglion opticum derselben Seite, und einen anderen Traktus, der den Lobus olfactorius mit dem pilzförmigen Körper der anderen Seite verbindet, entdeckt. Außerdem hat er eine Kommissur zwischen den beiden Lobi olfactorii der beiden Seiten gefunden.

Die neueste Arbeit über das Gehirn von Blatta ist die von Haller. Er schildert zunächst die Lage des Gehirns im Kopf und seine äußere Gestalt. Er beobachtet eine sehr seichte, sagittal

gerichtete Längsfurche, die die Grenze zwischen den beiden Hälften des Globulus angibt. Den medialen Teil des Protocerebrums zwischen den beiderseitigen Globulis nennt er Pars intercerebralis. Das Sehganglion ist kurzgestielt und kompakt. Die Schlundkommissur ist ganz kurz. HALLER geht dann auf den Bau der Becher und den Verlauf der Stiele ein. Der Globulus liegt als Kuppel dem Protocerebrum auf. Er besteht aus einer dicken Lage von sehr kleinen Ganglienzellen und einer darunter gelegenen Markmasse. Die Markmassen „bilden jede für sich je ein nach dorsal und etwas frontal zu mit der konkaven Seite gekehrtes, schalenförmiges Gebilde, das ventralwärts in den Globulusstiel sich fortsetzt". Die beiden Hälften des Syncerebrums werden durch ein Kommissurensystem verbunden. Oberhalb des Zentralganglions verläuft die Dorsalkommissur, unterhalb der Querverbindung der Glomerulusstiele die Ventral- und Antennalkommissur. Er findet im Ganglion opticum das äußere Marklager und die äußere Kreuzung. Das innere Marklager greift noch in das Syncerebrum hinein. Es ist dies ein primärer Zustand gegenüber den Dipteren, Neuropteren, Coleopteren und Lepidopteren, jedoch sekundär gegenüber den Myriapoden und Isopoden. Ventralwärts schließt sich dem Protocerebrum das Antennalganglion an. Sein Marklager enthält zahlreiche Glomeruli. Die drei Gebiete des Syncerebrums (Proto-, Deuto- und Tritocerebrum) sind bei Blatta gut differenziert. Im nächsten Abschnitt seiner Arbeit geht HALLER auf die strukturellen Verhältnisse ein. Er bespricht zunächst den feineren Bau des Sehapparates und dann die Faserstränge, durch die das Ganglion opticum mit den anderen Hirnteilen verbunden ist. Er findet, daß das Sehganglion in Verbindung steht: 1) mit dem Sehganglion der anderen Hälfte des Gehirns, 2) mit den Bechern, 3) mit der Pars intercerebralis anterior, 4) mit dem Antennalganglion, 5) mit dem Unterschlundganglion und 6) mit dem Zentralganglion.

Weiter geht er auf die strukturellen Verhältnisse der Globuli ein und stellt die Verbindungen fest, die die Globuli mit anderen Hirnelementen haben. Er findet folgende: 1) Eine Verbindung mit dem Sehganglion, 2) eine mit der ganzen Pars intercerebralis, 3) mit der unteren Schlundganglionmasse und damit mit dem ganzen Bauchmark, ferner 4) mit dem Zentralganglion.

In ähnlicher Weise behandelt er dann das Zentralganglion. An letzter Stelle dieses Abschnittes bespricht er das Antennalganglion und den Ursprung des Antennalnerven; ferner ermittelt er folgende Verbindungen des Lobus olfactorius mit anderen Teilen

des Gehirns: 1) mit dem Antennalganglion der anderen Seite, 2) mit dem Pars intercerebralis anterior der beiden Seiten, 3) mit den Globulis, 4) mit dem ganzen übrigen seitlichen Teil des Protocerebrums, 5) mit dem Zentralganglion, 6) durch Vermittelung des Zentralganglions mit den optischen Zentren und 7) mit dem Unterschlundganglion und dadurch mit dem ganzen Bauchmark.

Ueber andere Orthopteren haben gearbeitet Rabl-Rückhard (Gryllus italicus, Locusta viridissima, Decticus verrucivorus, 1875), Dietl (Acheta [Gryllus] campestris, Gryllotalpa vulgaris, 1876), Flögel (Forficula auricularia, eine Acridium-Species, 1878), Berger (Locusta, 1878), Packard (Caloptenus femur rubrum) und Viallanes (Gryllus, 1887). Ich will nur das Wichtigste hervorheben. Rabl-Rückhard fand bei Gryllus italicus „in den beiden als abgerundete Kegel erscheinenden oberen (Stirn-) Lappen, die in ihrer Lage den pilzhutförmigen Anschwellungen entsprechen, je einen leichteren, nach oben offenen, relativ viel kleineren, unvollständigen, d. h. nicht völlig geschlossenen, ring-, richtiger wurstähnlichen Körper, der ebenfalls aus feinkörniger Substanz besteht, und von derselben kleinzelligen Ganglienmasse eingehüllt wird, wie sie sich an dem entsprechenden Hirnteil der Hymenopteren findet. Die offene Stelle zwischen den beiden Enden der „Wurst" liegt nach oben gerichtet, und erscheint das ganze Gebilde von vorn gesehen wie ein mit seiner Oeffnung nach oben gerichteter Halbring, während man sich nach seiner Herauspräparierung überzeugt, daß die offene Lücke sich auf einen viel kleineren Kreisabschnitt beschränkt. Auch in den gleichwertigen Teilen des Gehirns von Locusta viridissima und Decticus verrucivorus bemerkt man eine sich undeutlich abhebende Figur anscheinend ähnlicher Art."

Dietl beschreibt bei Gryllotalpa am Scheitel des Hirns, und zwar besonders an der Rückseite die pilzförmige Haube; dieselbe deckt wie eine Kappe die Hemisphäre. Er fand jederseits nur einen pilzförmigen Körper, aus dem ein Stiel entspringt. Dieser läuft nach vorn und unten und teilt sich. Ein Stiel geht nach vorn und oben ab, ein zweiter an die untere Hirnfläche zwischen die Antennenballen. Beide Stiele enden unter der Hirnhaut mit einer schwachen kolbenförmigen Anschwellung. Am Zentralkörper bemerkt er auch die acht Markblätter. Er geht dann noch genauer auf histologische Einzelheiten ein.

Flögel hat außer Blatta noch zwei andere Orthopteren untersucht. Bei Forficula auricularia findet er alle Teile des Blatta-

gehirns mit Ausnahme der 4 Becher wieder. Es ist nämlich jederseits nur ein Körper vorhanden, der den zwei verschmolzenen Bechern entspricht. Wir haben es hier nicht mit becherförmigen Gebilden zu tun, sondern sehen eine rundliche Masse, die von allen Seiten mit sehr kleinen Ganglienzellen bekleidet ist. Bei genauerem Zusehen findet man aber doch seichte Vertiefungen. — Bei Acridium sind nach Flögel Zellen und Fasern besonders groß, und ist deshalb dieses Objekt zur Untersuchung besonders geeignet.

Berger bestätigt bei der Untersuchung des Gehirns von Locusta im wesentlichen die Resultate seiner Vorgänger.

Packard hat das Gehirn von Caloptenus femur rubrum studiert.

Pseudoneuropteren, Archipteren (Urflügler).

Als vorletzte Ordnung haben wir die Archipteren zu behandeln. Flögel hat Schnittserien von Aeschna grandis, Aeschna mixta und Libellula depressa hergestellt. Wesentliche Unterschiede zwischen den Gehirnen dieser 3 Urflügler hat er nicht gefunden; er beschreibt Aeschna mixta etwas eingehender. Der Zentralkörper besteht wie bei allen Insekten aus zwei Hälften. Neben ihm gabelt sich der aus dem Hinterteil des Gehirns kommende sehr dünne Hinterast. Beide Teiläste gehen nach vorn, der eine nach oben und auswärts, der andere nach unten und innen. Den absteigenden Ast setzt Flögel dem Balken gleich, da er sonst unterhalb des Zentralkörpers kein dem Balken vergleichbares Gebilde findet. Der aufsteigende Ast entspräche dann dem Vorderhorn. Der oben erwähnte Hinterast führt nach den Becherzellen. Diese Zellgruppe besitzt keine Spur von einer Gliederung in zwei Teile, wie dies bei Dytiscus noch der Fall war, sondern wir haben nur eine einzige Gruppe. Von einer Becherform kann man hier nicht reden. Auch der Ast erscheint einfach. Die Zellen, die an Größe erheblich hinter den Ganglienzellen der Umgebung zurückstehen, senden ihre feinen Ausläufer in den Hinterast. Einen Lobus olfactorius mit Geruchskörpern hat Flögel nicht gefunden. Der Lobus opticus überlagert infolge seiner enormen Entwickelung die Becherzellen.

Außer Flögel hat noch Berger (1878) Vertreter der Archipteren bearbeitet, und zwar Libellenlarven (Aeschna und Libellula). Bei diesen fand er die niedrigste Organisationsstufe des Gehirns aller von ihm untersuchten Insekten. Der Lobus opticus überragt das übrige Gehirn beträchtlich an Größe. Berger bespricht eingehend die Augenanschwellung und unterscheidet äußeres und

inneres Marklager, und eine äußere und eine innere Kreuzung der Fasern. Er hat auch ein den pilzförmigen Körpern entsprechendes Gebilde beschrieben. An der hinteren unteren und äußeren Fläche des Gehirns liegt ein kreisförmiger Teil des Rindenbeleges, der mit dem angewandten Farbstoff intensiver gefärbt ist. Er besteht aus dicht aneinander gelagerten kleinen Zellen; diese lassen einen verhältnismäßig großen Kern, der von wenig, sich nur schwach färbendem körnigen Protoplasma umgeben ist, erkennen. Die Antennennerven entspringen aus kleinen Anschwellungen. Oberhalb des fächerförmigen Gebildes (Zentralkörper) beschreibt der Autor 2 Bündel von Nervenfasern in der Medianebene, die sich in Form eines $\times$ kreuzen.

Was die Termiten betrifft, so hat GRASSI in seinem Werk über die Biologie und Anatomie dieser Tiere auch einige Angaben über die Gehirne gemacht. Sehr interessant würde eine genauere vergleichende Untersuchung des Gehirns der verschiedenen Kasten (königliches Paar, Geflügelte, Arbeiter [♂ und ♀], Soldaten und Jugendstadien) eines Termitenstaates sein. Ist doch ESCHERICH der Ansicht, daß „in der Termitenbiologie der Kulminationspunkt des sozialen Tierlebens zu erblicken" sei. Man darf wohl mit Recht auch hier Unterschiede im Bau des Gehirns der einzelnen Kasten erwarten, nachdem man bei den Ameisen und Bienen solche gefunden hat.

GRASSI macht einige Mitteilungen über das Termitengehirn; er sagt: „Das Oberschlundganglion zeigt sich gleichartig gelagert wie bei den Thysanuren, nämlich vorn die Lobi olfactorii und hinten die pilzförmigen Körper. Die letzteren sind verhältnismäßig sehr gut entwickelt (zum Vergleich wurden Embia [Orthoptere] und Thysanuren herangezogen). Es sind jederseits zwei, also im ganzen vier, äußerlich wenig voneinander getrennte Becher vorhanden. Sie sind wie bei anderen Insekten auch charakterisiert durch die kleinen Zellen mit einem Kern, der sich intensiver färbt als in den anderen Nervenzellen. Denjenigen, der bei dem pilzförmigen Körper im Vergleich mit weniger intelligenten Insekten etwas Charakteristisches finden möchte, könnte man vor allem darauf aufmerksam machen, daß die kleinen, oben erwähnten Nervenzellen sehr zahlreich sind."

Apterygoten.

Ueber das Gehirn der Apterygoten (Urinsekten) liegt meines Wissens keine ausführlichere Arbeit vor. Ich habe nur einige

kurze Bemerkungen bei Grassi (1889) gefunden, die ich in der Uebersetzung wiedergeben will: „Was das Oberschlundganglion anbetrifft, so sind meine Untersuchungen hier unvollständig. Denn es glückte mir nicht, den Verlauf der Nervenfasern im Gehirn zu verfolgen, weder bei Campodea noch bei Japyx. Bei allen Thysanuren läßt das Gehirn noch deutlich die ursprünglich paarige Anlage erkennen.

Im allgemeinen kann man gelten lassen, daß jede Hirnhälfte 3 Loben besitzt: 1) einen vorderen, von dem der Antennennerv ausgeht; 2) einen seitlichen, der mehr oder weniger nach hinten oder vorn verschoben ist und zu den Augen führt (Lobus opticus). Er ist mehr oder weniger rudimentär bei Formen ohne Augen, wie bei Campodea, Japyx, Nicoletia und Lepismina. Gut entwickelt ist er hingegen bei den Formen, die mit Augen versehen sind, wie Machilis und Lepisma. Schließlich hat 3) jede Hirnhälfte einen nach hinten gelegenen Lobus, von dem wahrscheinlich die paarigen Visceralnerven ausgehen. Die innere Struktur des Gehirns von Lepisma schließt sich an die des Blattagehirns an[1]). Bei Machilis und bei den Lepismiden konnte ich eine besondere Unterschlundkommissur feststellen, welche die rechte Hälfte mit der linken des Oberschlundganglions verbindet. Bei Machilis ist mir diese Kommissur doppelt erschienen. Sie wird gebildet von den beiden Hälften des Oberschlundganglions, beinahe an derselben Stelle wie die Kommissur, welche die beiden Hälften dieses Ganglions mit dem Unterschlundganglion verbindet. Diese letztere Kommissur ist bei den Lepismiden sehr kurz. Ich möchte bemerken, daß eine ähnliche Kommissur existiert bei verschiedenen Crustaceen, Myriapoden und Insekten, unter letzteren die Orthopteren (Blatta usw.) mit einbegriffen."

Material und Methode.

Zu meinen Untersuchungen habe ich Lepisma saccharina L., Zuckergast, auch Silberfischchen genannt, benutzt. Das vorliegende Tier gehört zu den niedersten Insekten, zu den Insekten mit primärem Flügelmangel, den Apterygoten. Man teilt diese in Thysanuren und Collembolen ein; zu ersteren gehören außer Lepisma noch Machilis und Campodea.

1) Dieser Bemerkung kann ich nach meinen Beobachtungen nicht zustimmen.

Gefangen habe ich die Tiere in alten Häusern, und zwar fanden sie sich da überall. Besonders haufenweise hielten sie sich unter alten Woll- und Filzsachen auf, die auf Dielen mit Ritzen lagen. Sobald man die Sachen wegnahm, waren gewöhnlich eine ganze Anzahl der Tierchen auf dem Fußboden zu sehen. Bei Zutritt des Lichtes lagen sie zuerst einen Moment ruhig da; nach einigen Augenblicken liefen sie aber hastig hin und her und verkrochen sich in Ritzen und Spalten im Fußboden. Ich stülpte nach Wegnahme der Sachen, unter denen sich Lepismen befanden, schnell Gläser über die einzelnen Tiere, um einem Entfliehen derselben vorzubeugen. Dann nahm ich diese Gläser wieder einzeln weg und ließ das darunter befindliche Tier auf ein Stück Papier laufen; von da aus konnte ich es leicht in ein Glas mit einer Fixierungsflüssigkeit bringen. Auf diese Weise konnte ich innerhalb kurzer Zeit eine ganze Anzahl von Lepismen fangen. Ich hatte in drei unbewohnten Kammern alte Wollsachen etc. auf den Fußboden gelegt; diese nahm ich im Verlaufe einer halben Stunde 2—3mal weg und fand jedes Mal mehrere Tiere darunter. Häufig sah ich sie auch in der Küche auf Tellern und an der Tapete der Wände, an letzterem Ort vor allem zur Nachtzeit, herumkriechen. Auch hier benutzte ich zum Fangen ein Stück Papier, da man sonst zu leicht Gefahr lief, sie mit den Fingern zu zerdrücken.

Fixiert habe ich die Tiere nach der FLEMMINGschen Methode. Ich ließ die ganzen Objekte in einer Mischung von

15 Vol. 1-proz. Chromsäure,
4 Vol. 2-proz. Osmiumsäure,
1 Vol. Eisessig

ca. 2—3 Wochen liegen, habe sie dann 24 Stunden in Brunnenwasser ausgewaschen und schließlich die Alkoholreihe bis zum 95-proz. Alkohol durchgeführt, in dem ich das Material aufhob. Gute Präparate erhielt ich auch mit der HENNINGschen Mischung, wo ich nach JONESCU (JONESCU l. c. p. 120) nur 3-proz. statt 25-proz. Salpetersäure nahm. Doch war der Faserverlauf bei den nach FLEMMING behandelten Exemplaren deutlicher zu erkennen. Ferner habe ich mein Objekt auch mit Erfolg in der ZIMMERschen Lösung fixiert. Ich ließ die Tiere 1—3 Stunden in einer Mischung von

10 Teilen gesättigter Pikrinsäure,
9 „ Alc. abs. und
1 Teil Eisessig

liegen. Die so fixierten Tiere wurden in 70-proz. Alkohol ausgewaschen und dann in 80-proz. Alkohol aufbewahrt.

Eingebettet habe ich in Paraffin mit einem Schmelzpunkt von 58°. Ich habe nicht, wie es bis jetzt bei ausgewachsenen Insekten, z. B. bei Periplaneta orientalis üblich war, das Gehirn herauspräpariert, sondern den ganzen Kopf in Schnitte zerlegt. Freilich wurden mir dabei im Anfang stets eine große Zahl der Schnitte infolge der Härte der Mundwerkzeuge und des Chitinpanzers zerrissen. Aber nach einigem Ausprobieren und einiger Erfahrung im Einbetten glückte es mir, diesen Uebelstand ziemlich zu beseitigen. Ich ließ die Objekte 2—3 Stunden in Xylol-Paraffin und 2 Stunden in reinem Paraffin im Thermostaten von 60° stehen. Geschnitten habe ich mit einem Mikrotom von Zimmermann (Leipzig), womit ich geschlossene Bänder bekam. Ich habe eine ganze Anzahl von Schnittserien hergestellt, sowohl Horizontal-, als auch Quer- und Sagittalschnitte.

Als Doppelfärbung wurde die Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield und mit Ammonium-Rubin-Pikrat nach Apáthy benutzt. Ersteres färbt die Ganglienzellen blau, letzteres die Fasermasse rot. Die gezeichneten Querschnitte sind nach Flemming fixiert und nur mit Hämatoxylin gefärbt. Bei der Behandlung nach Henning war der Faserverlauf nicht zu erkennen; ebenso nicht bei der Fixierung mit kochendem, absolutem Alkohol, was ich auch versucht habe.

Ferner habe ich die spezielle Methode von Jonescu benutzt, d. h. ich habe die lebenden Tiere in eine 1-proz. Silbernitratlösung getan und habe sie darin einige Tage im Dunkeln auf dem Thermostaten (ca. 30°) stehen lassen. Sie wurden dann einige Stunden ausgewaschen und in 2-proz. Pyrogallussäure reduziert. Nachdem die Objekte dann durch die Alkoholreihe (70-, 80-, 95- und 100-proz.) und Xylol hindurchgeführt waren, wurden sie in Paraffin eingebettet. Die Schnitte wurden mit 2-proz. Goldchlorid nachgefärbt und in 5-proz. Ameisensäure reduziert. Ich erhielt auf diese Weise gute Präparate hinsichtlich des Faserverlaufs.

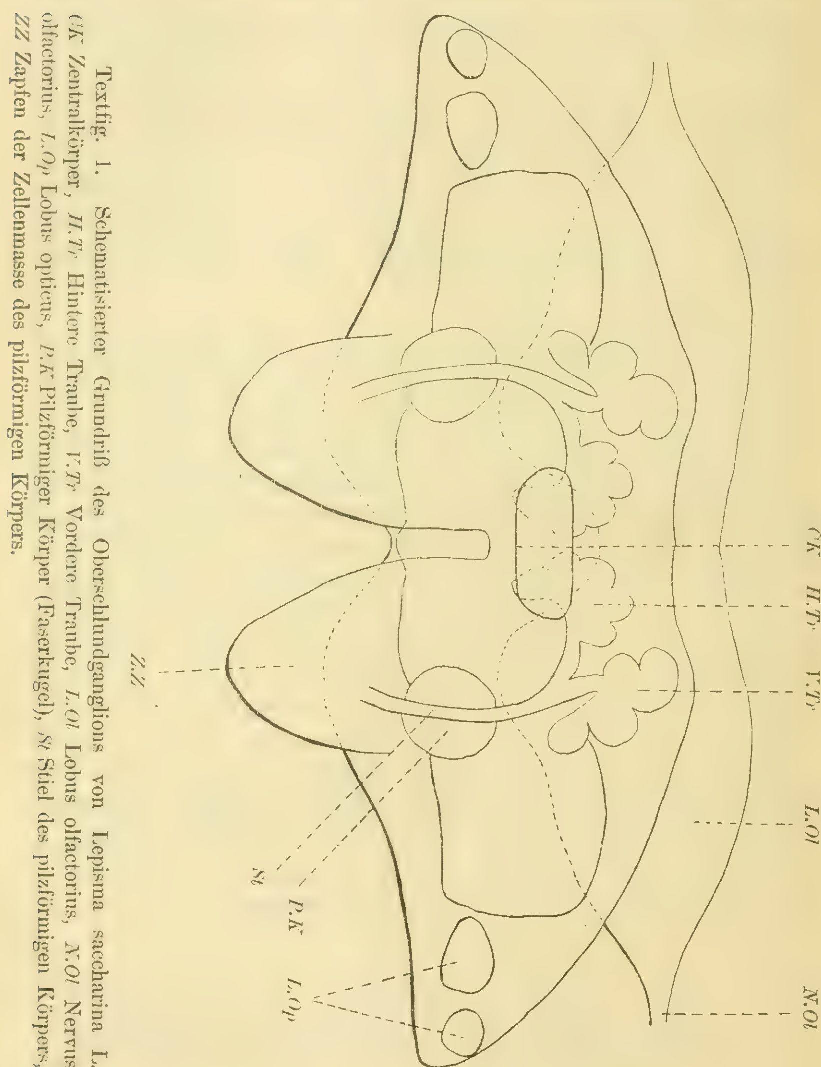
Die Dicke der Schnitte beträgt durchgängig 10 μ.

Das Gehirn.

Lageverhältnisse der einzelnen Teile im Gehirn.

Unter dem Gehirn der Insekten verstehen wir die beiden über dem Schlund gelegenen Ganglien, die zu dem Oberschlundganglion verschmolzen sind. Dasselbe ist mit den Ganglien, die das Unterschlundganglion bilden, durch Konnektive verbunden, die bei Lepisma kurz sind.

Wie wir schon im historischen Teil gesehen haben, besteht das Oberschlundganglion der Insekten aus mehreren Teilen, und diese sind bei den einzelnen Insektenordnungen in verschiedener



Textfig. 1. Schematisierter Grundriß des Oberschlundganglions von Lepisma saccharina L. *CK* Zentralkörper, *H.Tr* Hintere Traube, *V.Tr* Vordere Traube, *L.Ol* Lobus olfactorius, *N.Ol* Nervus olfactorius, *L.Op* Lobus opticus, *P.K* Pilzförmiger Körper (Faserkugel), *St* Stiel des pilzförmigen Körpers, *ZZ* Zapfen der Zellenmasse des pilzförmigen Körpers.

Art ausgebildet. Die hauptsächlichsten Teile sind die folgenden: Die Lobi olfactorii (Riechlappen), die Lobi optici (Sehlappen), die pilzförmigen Körper (Corpora pedunculata) mit ihren Stielen und

der Zentralkörper. Alle diese Teile sind paarig mit Ausnahme des Zentralkörpers, der als unpaares Gebilde in der Mitte des Gehirns liegt.

Zur Veranschaulichung der gegenseitigen Lage dieser Teile bei Lepisma saccharina soll Textfig. 1 dienen; diese stellt einen schematisierten Grundriß dar. Außerdem sind die Fig. 1—10 zur Orientierung heranzuziehen.

Wir sehen zunächst zuvorderst, und zwar unten jederseits einen deutlich abgesetzten Lobus olfactorius (Riechlappen oder Antennenanschwellung), von dem aus die Antennen innerviert sind. Aus dem Lobus olfactorius entspringt der Nervus olfactorius (Riechnerv). Dorsal vom Riechlappen liegt die vordere Kommissur und über dieser die vordere Traube (Uva anterior). Darüber lagert dann noch die dorsale Fasermasse (Neuropilum dorsale). Auf den Querschnitten finden wir sodann, wenn wir etwas weiter nach hinten gehen, ungefähr in der Mitte des Schnittes eine Anzahl bestimmt geformter Gebilde; aus diesen geht nach hinten der Zentralkörper hervor (Fig. 6 u. 7, Taf. 29). Ueber dem Zentralkörper und zum Teil auch noch darunter liegt die hintere Traube (Uva posterior). Unter dem Zentralkörper liegt ferner noch die subzentrale Kommissur. Gehen wir noch weiter nach hinten, so verschwindet der Zentralkörper und es erscheint eine Kommissur, die die beiderseitigen Lobi optici verbindet. Diese Kommissur liegt nach unten; über ihr, etwa in $^3/_4$ Höhe des Schnittes, kommen wir zu den pilzförmigen Körpern (Corpora pedunculata); ihre Stiele (Styli corporum pedunculatorum) konnten wir schon auf den vorhergehenden Schnitten bemerken. Die Stiele gehen von den pilzförmigen Körpern zu den Trauben; das Nähere wird man bei der eingehenden Besprechung der Teile finden. Zuletzt muß ich noch den Lobus opticus (Sehlappen) nennen; dieser liegt auch hinten, und zwar seitlich. Gehen wir noch weiter nach hinten, so verschwinden pilzförmige Körper und Sehlappen und es bleibt nur noch eine große Ganglienmasse; diese gehört zu den pilzförmigen Körpern und bildet jederseits einen nach hinten sich erstreckenden Zapfen am Gehirn (Textfig. 1 *Z.Z*).

Die Protocerebralloben.

Viallanes unterscheidet bekanntlich am Oberschlundganglion der Insekten drei durch Verschmelzung von je einem Ganglienpaar entstandene Abschnitte: Proto-, Deuto- und Tritocerebrum. Das Protocerebrum bildet den größten Teil des Gehirns. Es besteht aus einem mittleren Teil und den Lobi optici, die die seit-

liche Fortsetzung bilden. Bei Insekten mit Stirnaugen liegen auf der dorsalen Oberfläche noch die Ocellarnerven; bei Lepisma fehlen diese. An der vorderen unteren Partie des Protocerebrums liegen die Antennenanschwellungen; diese gehören aber schon zum Deutocerebrum. Der mittlere Teil des Protocerebrums besteht aus einer äußeren Zellschicht und einer inneren Fibrillärmasse, den Protocerebralloben. In den Protocerebralloben differenzieren sich wieder folgende Organe: 1) Die Becher und die Stiele der pilzförmigen Körper, 2) der Zentralkörper, 3) die Ocellarglomerulen, 4) die Ocellarnervenbrücke und 5) die Ocellarnerven.

Bei Lepisma fehlen die Ocellen und somit auch die Ocellarglomerulen und die Ocellarnervenbrücke. Neu hinzu kommen die Trauben, die bis jetzt noch nicht beobachtet worden sind. Die Protocerebralloben bilden jederseits einen Lappen; die beiden Lappen berühren sich vorn in der Medianlinie, nach hinten sind sie miteinander verschmolzen. Auf ihrer Oberseite sind sie auch getrennt. — Dorsal über den Protocerebralloben liegt vorn noch die dorsale Fasermasse (Neuropilum dorsale). Von ihr aus gehen Fasern in die Stiele und Trauben der pilzförmigen Körper. Die beiden Hälften der Protocerebralloben sind durch zahlreiche Kommissuren verbunden. Die hauptsächlichsten sind nach Viallanes und Kenyon eine dorsale, eine ventrale, eine vordere und eine hintere Kommissur. Die dorsale Kommissur verbindet die beiden dorsalen Fasermassen. Die übrigen Kommissuren stellen in der Hauptsache die Verbindungen zwischen den beiden Lobi optici her.

Die Hauptfasermasse der Protocerebralloben enthält so viele durcheinander laufende Faserzüge, daß es zurzeit nicht möglich ist, den Verlauf der Bahnen im einzelnen zu beschreiben. Um einigermaßen zu einem Verständnis der Faserung zu kommen, müssen wir von den deutlich ausgeprägten Teilen ausgehen, den pilzförmigen Körpern, dem Zentralkörper, den Sehganglien und Riechlappen.

Die pilzförmigen Körper.

(Corpora pedunculata.)

Diejenigen Teile des Insektengehirns, die ich im Anschluß an Jonescu pilzförmige Körper nennen will, haben in der Literatur bei den einzelnen Autoren verschiedene Bezeichnungen. Ich will diese verschiedenen Namen kurz anführen und den betreffenden Autor stets in Klammer dahintersetzen: „Lappen mit Windungen“ oder „radial gestreifte Scheiben, gleich einem Pilzhute

dem oberen Schlundganglion aufsitzend" (DUJARDIN); „gestielter Körper" oder „Nucleus" (LEYDIG); „ringförmiger Körper" (RABL-RÜCKHARD); „pilzhutförmiges Gebilde", „pilzhutförmige Haube", „pilzhutförmiger Körper" oder „Markwulst des pilzförmigen Körpers" (DIETL); „Becher" (FLÖGEL); „le corps pédonculé" (VIALLANES); „Globuli" (BETHE und HALLER); „the mushroom bodies" (KENYON).

Ich werde also den Ausdruck „pilzförmige Körper" gebrauchen und verstehe darunter die beiden faserigen Becher oder Halbkugeln mit den zugehörigen Zellen und den aus der Fasermasse hervorgehenden Stämmen.

Ich muß zunächst auf die Hauptmerkmale im Bau der pilzförmigen Körper bei den verschiedenen Insekten eingehen, da wir bei Lepisma saccharina abweichende Verhältnisse finden. Bei allen Insekten können wir die Becher (oder ein denselben entsprechendes — auch rudimentäres — Gebilde) mit den zugehörigen Ganglienzellen und die Stiele unterscheiden (Calices et styli).

Ameise und Biene, bei denen die pilzförmigen Körper ihre höchste Ausbildung erreicht haben, lassen jederseits zwei deutliche Becher erkennen, und zwar der Lage nach einen äußeren und einen inneren. Der innere Becher beginnt weiter vorn als der äußere, welcher mehr nach hinten gelegen ist; letzterer erstreckt sich dementsprechend auch weiter nach hinten als der innere. Die pilzförmigen Körper der beiden Seiten werden durch eine mediane Furche getrennt (le sillon cérébral médian, VIALLANES). Auf der Oberfläche jedes einzelnen pilzförmigen Körpers verläuft eine Spaltungsfurche, welche die Grenze der beiden Becher bezeichnet (la scissure du corps pédonculé, VIALLANES). Die Lage dieser Furche ist bei den einzelnen Objekten verschieden, wie dies JONESCU z. B. für die 3 Formen der Biene (Arbeiterin, Königin und Drohne) zeigt. Jeder Becher hat auf einem Frontalschnitt die Gestalt eines Hufeisens. Bei Bienen und Ameisen haben sie das Aussehen von wirklichen Bechern. Man kann an ihnen, wie FLÖGEL für Blatta orientalis beschreibt, den Grund, die innere Wandfläche, den Rand und die Außenfläche unterscheiden. Die Becher sind mit zahllosen kleinen Zellen angefüllt und außerdem auch mit Zellen umgeben. — Die gleichen Verhältnisse finden sich bei der Wespe, nur sind die Becher hier noch größer entwickelt als bei der Biene und Ameise.

Bei Cossus ligniperda (Lepidoptera) haben die Becher noch die vollkommene Becherform, sind aber viel kleiner. Vanessa polychloros besitzt wahrscheinlich im ganzen nur zwei Becher,

jederseits einen; das gleiche gilt von der Grille (Orthoptera, Dietl).

Bei Dytiscus (Coleoptera) findet Flögel die vier „Becherzellengruppen", die faserige Becherwandung hingegen fehlt; jede Zellgruppe schickt vielmehr ihre zahlreichen Ausläufer direkt hinunter in die beiden Zweige des „Hinterastes" (Stieles).

Aeschna mixta (Archiptera) zeigt jederseits nur eine einzige Gruppe sehr charakteristischer Zellen, ohne jede Andeutung von einem Becher.

Für den Vergleich mit Lepisma ist Forficula auricularia (Orthoptera) besonders wichtig. Hier gibt es nach Flögel jederseits nur einen einzigen Körper, der offenbar den verschmolzenen Bechern entspricht. Dieses Gebilde ist jedoch nicht becherförmig, sondern stellt eine rundliche Masse dar, die auf allen Seiten mit sehr kleinen Ganglienzellen bekleidet ist. Bei genauerem Zusehen kann man doch auch seichte Vertiefungen erkennen.

Bei dem vorliegenden Insekt, Lepisma saccharina, stellt die Fasermasse ebenfalls einen kugeligen Körper dar, zu welchem eine große Zahl von Zellen gehört und aus dem ein starker Stiel entspringt. Besondere Bedeutung für die vergleichende Anatomie des Insektengehirnes gewinnt Lepisma dadurch, daß wir hier Aufschluß über die Endigungen der Stiele der pilzförmigen Körper an der Hirnoberfläche erhalten. Bei den Bienen und Ameisen war es auffällig, daß die Stiele der pilzförmigen Körper bis zur vorderen Fläche des Gehirns verliefen und dort plötzlich endeten. Hier sehen wir an dieser Stelle ein großes Organ, die Trauben; vermutlich sind diese bei den Hymenopteren rudimentär geworden.

Wir wollen jetzt der Reihe nach die Ganglienzellmasse, die den Bechern entsprechenden Fasergebilde und schließlich die Stiele und Trauben der pilzförmigen Körper besprechen.

Die Zellenmasse der pilzförmigen Körper.

Wie wir an dem Gesamtbild (Textfig. 1) und an den Horizontalschnitten (Fig. 11 u. 12) sehen, besitzt das Gehirn von Lepisma an der hinteren Seite einen zapfenförmigen Vorsprung. Dieser Vorsprung wird von einer Zellmasse gebildet; letztere gehört zu einer Fasermasse, die am Uebergang dieses Vorsprungs in das eigentliche Gehirn liegt. Die Querschnitte zeigen uns, daß der Vorsprung an der oberen Hälfte des Oberschlundganglions liegt. Ich halte diese Zell- und Fasermasse für das Analogon des bei

Biene, Ameise und anderen Insekten oben beschriebenen pilzförmigen Körpers, die Fasermasse speziell für das Analogon der Becher und die Zellenmasse für die zu den Bechern gehörigen Zellen.

Betrachten wir den zapfenförmigen Vorsprung, der von den Ganglienzellen gebildet wird, etwas genauer. Die Zellen umgeben die Fasermasse hinten, auf den Seiten und oben, nur vorn und unten nicht. Und zwar ist der Zellenbelag an der inneren Seite, also an der Seite, die sich die Becher der beiden Seiten zukehren, bedeutend dicker als an der Außenseite. In der ganzen zu den Bechern gehörigen Ganglienzellenmasse liegen die Zellen viel dichter und haben eine bedeutend intensivere Färbung als an irgendeiner anderen Stelle des Hirns. Sie scheinen auch kleiner zu sein als die anderen Ganglienzellen oder es kommen wenigstens kleinere mit darunter vor. Schon Flögel, Berger, Haller und andere weisen darauf hin, daß die Zellen der pilzförmigen Körper durch besondere Kleinheit vor den Zellen in der Umgebung ausgezeichnet sind. Berger sagt von der Libellenlarve: „Ein an der hinteren unteren und äußeren Fläche des Gehirns gelegener kreisförmiger Teil des Rindenbeleges zeichnet sich durch viel intensivere Färbung mit Karminammoniak, als dies beim übrigen Rindenbelag der Fall ist, aus. Mit Hartnacks System No. 8 untersucht, zeigt sich, daß derselbe aus dicht aneinander gelagerten kleinen Zellen besteht.“ Diese intensivere Färbung und dichtere Lage finden wir, wie schon erwähnt, bei Lepisma saccharina ebenfalls, aber der Unterschied in der Größe der Zellen ist nicht so auffallend wie bei manchen anderen Insekten; so schreibt z. B. Flögel von Aeschna mixta, daß dort die Becherzellen nur ein Zehntel des Volumens der Ganglienzellen der Umgebung haben.

Die aus der Zellmasse kommenden Nervenfasern vereinigen sich zu einem Strang, der von hinten in die den Bechern entsprechende Faserkugel eintritt. (Ich wähle den Ausdruck Faserkugel, da diese Fasermasse eine kugelige Form hat, wie im nächsten Abschnitt gezeigt wird.) Außer den in diesem Strang vereinigten Fasern treten keine Zellfortsätze direkt in die Becher ein, sondern alle Zellfortsätze, auch die der seitlichen Zellen, sammeln sich in dem Hauptstrang und gelangen mit diesem in die Becher. Die Ballen der Becher erhalten also auf direktem Wege keine Nervenfasern, sondern erst indirekt durch Verästelungen und Abzweigungen des Hauptstranges. In der eben beschriebenen Weise verhält sich der größere Teil der Zellen dieses zapfenförmigen Fortsatzes. Wir

finden aber außerdem noch zwei kleinere Partien von Zellen, die sich anders verhalten.

In der großen Zellenmasse, welche neben und hinter der den Bechern entsprechenden Faserkugel liegt, befinden sich auch viele Zellen, deren Fortsätze nicht in den großen Faserstrang eintreten, sondern neben der Kugel vorbei in die Protocerebralloben gehen (Fig. 11). Man darf sie wohl als Assoziationszellen ansehen (Textfig. 2).

Insbesondere bemerkt man neben der Faserkugel an ihrer medialen Seite 6—7 große Zellen, deren Fortsätze direkt in die Protocerebralloben gehen. Auf Fig. 10 sind 2 solche größere Zellen eingezeichnet.

Medianwärts von der großen Faserkugel liegen noch einige kleine Fasermassen, welche den Glomeruli der Kugel ähnlich sind; von ihnen und zwischen ihnen verlaufen Fasern in die Protocerebralloben; ich nenne diese kleinen Fasermassen die inneren Glomeruli (Fig. 10 u. 12).

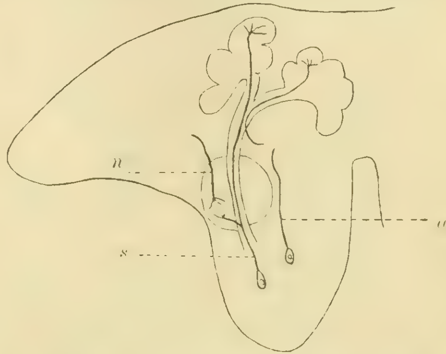
Das den Bechern entsprechende Gebilde.

Am Uebergang des zapfenförmigen Vorsprungs in das eigentliche Gehirn liegt die schon erwähnte kugelige Fasermasse. Sie wird hinten, oben und an den Seiten von Zellen umgeben, aber berührt die Fasermasse der Protocerebralloben an ihrer Vorderseite und ihrer Unterseite (Fig. 10—12). Sie liegt nicht in der Mitte der Zellenmasse, sondern nach der Seite, also nach außen, nach dem Lobus opticus zu verschoben. Infolgedessen ist, wie ich oben schon gesagt habe, der Zellenbelag an der medialen Seite stärker als an der lateralen.

Ich sehe diese Fasermasse als das Analogon der Becher an. Von einer Becherform freilich, wie wir sie so typisch bei Biene, Ameise und anderen Insekten haben, kann hier nicht geredet werden; trotzdem will ich des besseren Vergleichs der Insektengehirne untereinander wegen den Ausdruck Becher beibehalten. Unser Bild erinnert mehr an die Beschreibung, die Flögel von demselben Gebilde bei Forficula auricularia gibt. Der kugelige Körper besteht aus zwei Hälften, einer medialen und einer lateralen, welche wahrscheinlich dem inneren und dem äußeren Becher der Hymenopteren entsprechen. Zwischen den beiden Hälften, die übrigens auch durch Kommissurenfasern verbunden sind, verläuft der große Faserstrang, der, wie ich oben gesagt habe, aus der Zellenmasse kommend, von hinten in die Faserkugel eintritt. Ich bezeichne ihn als den Stiel.

Die Außenschicht des kugeligen Körpers wird von Fibrillärballen (Glomeruli) gebildet, während das Innere aus homogener Fasermasse besteht. Die Glomeruli bilden sozusagen zwei Halb- oder Dreiviertelkugeln, welche sich teilweise am Rande berühren.

Von den Bechern, speziell von den Ballen (Glomeruli) kommen eine Reihe von Faserbündeln, die in die Protocerebralloben eindringen und so eine Verbindung zwischen Bechern und Protocerebralloben herstellen (Fig. 11). Vielleicht ist es ebenso richtig zu sagen, daß diese Fasern aus den Protocerebralloben kommen und in die Glomeruli eintreten. Denn ich habe mir über die Funktion der Glomeruli hypothetisch folgende Anschauung gebildet:



Textfig. 2. Hypothetisches Schema der Neurone der pilzförmigen Körper. *n* Neurit einer Assoziationszelle der Protocerebralloben. *s* Faser des Faserstammes, in den Trauben endigend (entsendet einen Seitenast in die kugelige Fasermasse). *a* Stamm einer Assoziationszelle der Protocerebralloben

Ich glaube, daß die Fasern, welche den großen Faserstrang bilden, von den Zellen kommen, die hinter der Faserkugel liegen, dann in die Glomeruli seitliche Dendriten entsenden und in dem großen Faserstrange zu den Trauben gehen, in deren Fasermasse sich ihr Endbäumchen befinden muß (Textfig. 2). Die genannten Dendriten treten in den Glomeruli mit den Endbäumchen der Neuriten in Verbindung, welche als Ausläufer von Assoziationszellen aus den Protocerebralloben kommen (Fig. 11 u. Textfig. 2). Vgl. bei Jonescu Textfig. 1.

Nun muß ich noch ein anderes Gebilde besprechen. Wir finden neben der eben besprochenen Faserkugel noch kleinere Fasermassen. Diese liegen nach innen von den Bechern, also an der inneren Seite des Ganglienzapfens. Sie sind bedeutend kleiner als die erste Fasermasse und liegen etwas weiter nach vorn als diese. Sie reichen medianwärts bis nahe an die Medianebene und liegen direkt hinter dem Zentralkörper (Fig. 10 u. 12). Ich will diese Fasermassen die inneren Glomeruli nennen. Man sieht auf der Fig. 12 drei solcher Glomeruli, und zwischen den beiden äußeren treten sehr deutliche Fasern in die Protocerebralloben ein, welche von den Zellen des äußeren Beleges herkommen.

Stiele und Trauben der pilzförmigen Körper.

(Styli et uvae corporum pedunculatorum.)

Die Stiele der pilzförmigen Körper dringen in die Protocerebralloben ein und gehen in die Trauben.

Ich will nun zunächst zum Vergleich erwähnen, wie sich die entsprechenden Stiele bei den Hymenopteren verhalten. JONESCU schreibt von der Biene: „Vom Grunde jedes Bechers setzt sich ein zylindrischer Stamm fibrillärer Natur fort. Die beiden Stämme nähern sich, bis sie sich berühren und zusammen in schiefer Richtung gegen die Medianebene verlaufen. Man spricht daher von dem äußeren und inneren Stamm bis zu der Vereinigungsstelle. Hier scheinen sich die Stämme zu durchdringen und hier teilen sich die Fasern dichotomisch; ein Zweig ist frontalwärts gerichtet und der andere medianwärts. Diese wichtige Stelle beschreibe ich unter dem Namen: „Die Kreuzung der Stämme“. Die Gesamtheit der Nervenfasern, welche von der Kreuzung ausgehend frontalwärts sich richten, bilden die „vordere Wurzel“ (the anterior Root of the Mushroom Body, KENYON 1896). Die beiden vorderen Wurzeln dringen in die fibrilläre Masse der Protocerebralloben ein, begeben sich frontalwärts, wobei sie mit ihren entsprechenden Stämmen einen Winkel etwas kleiner als 70° bilden und endigen plötzlich an dem Neurilemm, wie die Sagittalschnitte zeigen. Die anderen Nervenfasern, welche medianwärts gerichtet sind, bilden ebenfalls eine Wurzel, welche von KENYON unter dem Namen „the inner Root“ beschrieben war. Die beiden inneren Wurzeln endigen in der Nähe der Medianlinie unterhalb des Zentralkörpers, ohne sich direkt zu berühren“ [1]).

FLÖGEL schildert dieselben Verhältnisse bei Blatta. Er verfolgt die Stiele in umgekehrter Richtung wie JONESCU und hat auch andere Bezeichnungen; deshalb will ich noch darauf eingehen. Aus jedem Becher entspringt ein Zweig; beide Zweige einer Seite (äußerer und innerer Stamm, JONESCU) vereinigen sich und bilden

1) DIETL schreibt von dem Bienengehirn: „Die Stiele der inneren Wülste gelangen nicht an die Vorderfläche des Hirns, sondern stoßen am Grund der primären Hirnanschwellung in der Medianlinie zusammen, während die äußeren Stiele nicht in der Medianlinie, sondern etwas seitwärts von ihr an der Oberfläche des Hirns, leicht kolbenförmig angeschwollen derart frei enden, daß sie, etwas über die Hirnfläche vorragend, nur von dem der vorderen Hirnfläche anliegenden und das Neurilemm vertretenden Blatte der Kopftracheenblase überzogen sind.“

den Hinterast. Dieser kann auch als aus 2 Aesten, einem äußeren und einem inneren, bestehend angesehen werden. In seinem weiteren Verlauf spaltet sich der Hinterast in dem sogenannten Astwinkel dichotomisch (Kreuzung der Stämme, JONESCU). Ein Ast, das Vorderhorn (vordere Wurzel, JONESCU), begibt sich nach vorn und oben, schmiegt sich an die Becher an und endigt blind an der Vorderfläche des Gehirns. Der andere Ast, der Balken (innere Wurzel), endigt unter dem Zentralkörper. Die Trennungsfläche der beiden Balken der beiden Seiten nennt er Balkennaht. — NEWTON nennt den aus dem inneren Becher kommenden Stiel „Cauliculus", den äußeren Stiel „Pedunculus".

Für unsere Betrachtung sind vor allem die Endigungen der vorderen und inneren Wurzel von Bedeutung, und deswegen muß ich noch etwas genauer darauf eingehen. Bei Gryllotalpa entspringt nach DIETL aus der pilzförmigen Haube ein gemeinsamer Stiel, der sich später teilt. Beide Teile hören unmittelbar unter der Hirnhaut „mit einer leicht kolbenförmigen Anschwellung" auf. Und so finden wir auch bei anderen Autoren mehrfach die Angabe, daß diese Aeste kolbenförmig angeschwollen unmittelbar unter der Hirnoberfläche enden.

Etwas kompliziertere Verhältnisse fand FLÖGEL bei Forficula: Er gibt an, daß das Vorderhorn in einen hammerförmigen Teil auslaufe; ich vermute, daß dieser Teil der vorderen Traube von Lepisma entspricht. — Bei Cossus ligniperda scheint das Vorderhorn in mehreren Aesten an der Vorderfläche des Gehirns aufzuhören.

Wenden wir uns nun zu unserem Objekt. Der Faserstrang, der von hinten aus der Ganglienzellenmasse kommend in die Faserkugel eintritt, entsteht aus verschiedenen Bündeln, welche in der Masse der Ganglienzellen entspringen. Diese Bündel vereinigen sich zu zwei großen Strängen, einem oberen und einem unteren (was nur auf Sagittalschnitten zu erkennen ist), und die beiden Stränge fließen innerhalb der Faserkugel zu einem einzigen zusammen. Dieser Strang (Stiel) tritt aus der Faserkugel in die Protocerebralloben ein und verläuft in sanftem Bogen nach vorne, wie Fig. 13 zeigt. In der Gegend des Zentralkörpers teilt sich der Stiel in zwei Aeste, die nach zwei eigentümlichen Gebilden, den Trauben, gehen. Dieser Teilungspunkt wäre dem „Astwinkel" FLÖGELS und der „Kreuzung der Stämme" JONESCUS gleichzusetzen. Ihrer Gestalt wegen habe ich die Gebilde, in denen sich die Stiele auflösen, „traubenförmige Gebilde" oder kurzweg Trauben (uvae)

genannt. Diese Trauben sind meines Wissens bis jetzt noch bei keinem Insekt gefunden und beschrieben worden.

Wenn wir irgendeine Schnittserie durch das Gehirn von Lepisma saccharina ansehen, sei es eine Quer-, Horizontal- oder Sagittalschnittserie, so fallen uns auf dem größten Teil der Schnitte immer eine Anzahl scheinbar unregelmäßig gelagerter rundlicher Körper auf. Ich will dieselben aus einem später zu besprechendem Grunde „Beeren der Traube“ oder kurz die „Beeren“ nennen. Nehmen wir eine Querschnittserie und betrachten sie von vorn her, so können wir diese Beeren sofort von dem ersten Schnitt an bis ungefähr zur Mitte des Gehirns verfolgen. Auf dem Schnitt, wo der Zentralkörper seine volle Größe erreicht, sehen wir die letzten Beeren; weiter nach hinten treten keine mehr auf. Verfolgen wir in derselben Weise eine Serie von Horizontalschnitten, so finden wir auf den 10 obersten Schnitten — außer auf dem ersten — die genannten Beeren, während sie auf den 5 untersten Schnitten, die hauptsächlich den Lobus olfactorius enthalten, fehlen. Hier reichen sie noch einige Schnitte weiter nach unten als der Zentralkörper. Auf Sagittalschnitten finden wir die Trauben ebenfalls auf allen Schnitten, außer auf den äußersten der beiden Seiten. Die Beeren nehmen also den zentralen, oberen, vorderen Teil des Gehirns ein. Sehen wir uns nun die Lageverhältnisse der Beeren untereinander an. Wenn wir sie auf verschiedenen Serien verfolgen, so kommen wir zu folgendem Resultat: Wir können jederseits 2 Gruppen von Beeren unterscheiden, zu jeder Gruppe gehören wahrscheinlich 5 Beeren. Die eine Gruppe liegt vorn oben, die andere im Verhältnis zu der ersten mehr hinten unten. Jede Gruppe mit den 5 Beeren nenne ich eine Traube. Die Bezeichnung Traube und Beeren habe ich aus folgendem Grunde gewählt: Wir haben oben gesehen, daß sich der Stiel, der von der Faserkugel kommt, in 2 Aeste teilt. Jeder Ast geht nach einer der beiden Trauben, und von dem Ast gehen wieder Aestchen oder Stiele von Nervenfasern nach den einzelnen Beeren ab; wir bekommen so in der Tat das Bild einer Traube mit ihren Beeren. Der Lage nach können wir, wie schon angedeutet, die Trauben unterscheiden als „vordere obere“ und „hintere untere“ Traube (uva anterior et uva posterior). Die erstere bildet an der Vorderfläche des Gehirns eine deutliche Hervorwölbung, liegt über dem Zentralkörper und reicht etwas weiter nach der Seite als die hintere Traube. Letztere liegt zum Teil unter dem Zentralkörper.

In die Trauben treten nicht allein die Fasern des großen Stranges ein, der aus dem pilzförmigen Körper kommt, sondern auch zahlreiche Fasern aus den Protocerebralloben; diese kommen ebenfalls durch die Stiele der Trauben zu den Beeren (Textfig. 2). Direkt vor dem Zentralkörper stehen die Stiele durch eine Kommissur in Verbindung, durch welche Fasern von der einen Seite zur anderen gehen (Fig. 12).

Auffällig ist, daß die meisten Beeren auf allen Schnitten gut begrenzt erscheinen und keine Fasern nach außen abgeben oder von außen empfangen. Nur die obersten Beeren hängen mit der Fasermasse der Protocerebralloben zusammen, speziell mit demjenigen Teile, den ich „dorsale Fasermasse“ genannt habe (Fig. 12). Da die Beeren keine zugehörigen Ganglienzellen und meistens auch keine direkten Verbindungen besitzen, müssen sie lediglich aus den Endbäumchen der Neuriten bestehen, welche durch die Stiele aus den Protocerebralloben und aus den pilzförmigen Körpern herauskommen.

Bei anderen Insekten sind solche Trauben bis jetzt nirgends gefunden worden. Die Stiele der pilzförmigen Körper enden bei ihnen sozusagen plötzlich mit einer schwachen kolbenförmigen Anschwellung. Wahrscheinlich haben wir bei Lepisma in den Trauben den ursprünglichen Zustand vor uns; bei den höheren Insekten sind die Trauben mehr oder weniger rückgebildet, und als Rudiment bleibt die kolbenförmige Anschwellung am Ende der Stiele.

Der Zentralkörper.

Der Zentralkörper ist ein allen Insekten eigentümliches Organ. Auch er hat in der Literatur verschiedene Bezeichnungen erhalten, und ich will zuerst einige historische Notizen vorausschicken.

Leydig erwähnt in seiner Beschreibung des Gehirns der Biene dieses Gebilde überhaupt nicht. Bei Formica rufa bemerkt er zwei unpaare Bildungen in der Mitte des Gehirns, die wahrscheinlich dem Zentralkörper entsprechen; aber deutlich erkannt hat er die Verhältnisse nicht. Er schreibt: „Setzt man das ganze Gehirn einem stärkeren Druck aus, so kommen außer den aufgezählten paarigen Elementen auch noch andere wichtige Teile zum Vorschein, die unpaar sind, in der Mittellinie liegen und offenbar zum Kommissurensystem gehören. Man gewahrt über der Stelle, da, wo die Trennungslinie der von beiden Seiten zusammenstoßenden Hirnstöcke sich befindet, genau in der Mittellinie einen halbkugeligen Körper, dessen Rand zarte Einkerbungen hat und der wie mit zwei seitlichen Stielen in der Tiefe wurzelt. Wieder etwas

in der Höhe findet sich gewissermaßen die Wiederholung des eben bezeichneten Körpers: ein Bogen granulärer Substanz, am Rand gekerbt, dessen Seitenteile, indem sie streifig werden, sich abermals nach außen verlieren. Die beiden Bildungen verhalten sich wie stark gebogene Brücken zwischen den Hirnhälften.“ Eine Bezeichnung für die beiden Körper führt er nicht ein; aber ihre Lage und Gestalt weisen darauf hin, daß sie mit dem Zentralkörper der anderen Autoren identisch sind. In der Schilderung des Gehirns von Dytiscus marginalis sagt er folgendes: „Außerdem aber macht sich ein ganz eigener zentraler Knoten von ziemlicher Größe bemerklich, der genau die Mittellinie einhält und oberhalb der Stelle liegt, wo die beiden erwähnten Kolben des Hirnstocks zusammenstoßen.“ Die Kolben entsprechen den Balken Flögels, und so kann der Lage nach dieser „zentrale Knoten“ Leydigs mit unserem Zentralkörper identisch sein. Auffallend ist, daß Leydig diesen Körper nicht auch bei anderen Insekten bemerkt hat. Der Grund hiervon wird in der primitiven Methode des Durchsichtigmachens und des Drückens des Gehirns zu suchen sein. — Auch Rabl-Rückhard hat in seiner Studie über das Ameisengehirn den Zentralkörper nicht deutlich erkannt.

Dietl ist der erste, der ausdrücklich den Zentralkörper erwähnt, und zwar bei der Biene; er nennt ihn „fächerförmiges Gebilde“. „Sowohl an transversalen und frontalen Schnitten trifft man im Zentrum des Gehirns median gelagert ein „fächerförmiges Gebilde“. Von Acheta camp. und Gryllotalpa vulg. schreibt er: „In dem Winkel, den die unteren Stiele als Schenkel einschließen, stoßen wir in der Mitte des Hirns neuerdings auf ein bekanntes Gebilde. Aus einem leicht gebogenen Markwulst erheben sich acht Markblätter in derselben rosettenförmigen Anordnung wie bei der Biene (dort findet er übrigens zehn solche Markblätter). Dies unpaare System liegt auch hier in einem weitmaschigen Fasernetz, aus dessen durchsichtigem Grund es sich durch seine dunkle Färbung scharf abhebt. Die Seitenansicht dieser Blätter, ihre Form, Lage und Neigung erklärt ein medianer Schnitt. Wir sehen daraus, daß die Blätter ihre freiere Partie nach vorn kehren.“

Flögel findet den Zentralkörper bei allen von ihm untersuchten Insekten. Ich will hier anführen, wie er ihn bei Blatta orientalis beschreibt: „Ziemlich in der Mitte des Gehirns liegt ein oben gewölbter, unten meist ebener, in dem hinteren Teil sogar unten konkaver, an den Seiten zugespitzt endigender Körper, den

ich als Zentralkörper bezeichnet habe. Auf horizontalen Gehirnschnitten erscheint er beinahe, wie auf frontalen Schnitten, elliptisch mit mehr oder weniger spitzen, in den Hemisphären gelegenen Enden. Die untere Fläche liegt den beiden Balken auf und wird durch eine Faserlage davon geschieden. In jedem nur einigermaßen brauchbaren Präparate sieht man, daß dieser Körper aus zwei Hälften besteht: einer oberen massigeren und einer unteren kleineren. Beide sind durch eine horizontale, etwas nach oben konvexe Linie geschieden. Eine weitere Differenzierung besteht in einer Art Gliederung jeder Hälfte. Deutlicher tritt dies meist in der oberen Hälfte hervor, die dadurch stellenweise einige Aehnlichkeit mit einer gekrümmten Made hat. Es sind acht solcher Abschnitte vorhanden. Dies Aussehen wird durch Bündel von wenigen dicken Nervenfasern bedingt, die in regelmäßigen Abständen von hinten und oben in den Zentralkörper eintreten, um dort, wenigstens für unsere jetzige Wahrnehmung, zu verschwinden. Außer diesen Fasern finden sich in der Substanz des Zentralkörpers sehr viele ganz feine, mannigfach sich durchkreuzende Nervenfasern, während die eigentliche Grundsubstanz entweder netzförmig gestrickt oder körnig strukturiert ist."

Berger behält die Bezeichnung Dietls „fächerförmiges Gebilde" bei. Es ist von bogenförmigen, an der Peripherie ziehenden Faserzügen umgeben, zwischen denen eine Menge von Kernen eingelagert ist. Das fächerförmige Gebilde ist nach ihm „ein Ort, in welchem eintretende Faserzüge sich auflösen, um denselben in verschiedenster Richtung zu verlassen".

Haller verwendet den Ausdruck „Zentralganglion", Viallanes „Corps central".

Betrachten wir nun unser Objekt. Der Zentralkörper ist unpaar und liegt ungefähr in der Mitte des Gehirns. Verfolgen wir eine Querschnittserie von vorn, so erscheint er kurz nach der Mitte. Bei einer Serie von 31 Schnitten ist er auf den Schnitten 17—20 zu sehen. Er liegt direkt hinter den schon beschriebenen Trauben. Nehmen wir eine Serie von 17 Horizontalschnitten, so wird der Zentralkörper auf dem 8. und 9. Schnitt, von oben gezählt, getroffen. Auf Querschnitten erscheint er sichelförmig, und zwar ist er von oben gesehen konvex und von unten gesehen konkav. Die beiden zugespitzten Enden liegen in den Protocerebralloben. Der Zentralkörper besteht auch hier aus zwei Hälften, einer oberen und einer unteren. Getrennt werden beide Hälften durch einen gebogenen hellen Streifen, der ebenfalls von

oben konvex erscheint. Im Gegensatz zu Blatta erscheint die untere Hälfte massiger als die obere; bei Blatta ist es nach FLÖGEL umgekehrt. Von einer fächerartigen Gliederung der beiden Hälften, wie sie die Autoren bei anderen Insekten gefunden haben, konnte ich hier nichts bemerken. Nach hinten scheint der Zentralkörper keine Verbindung zu haben; er endet da plötzlich. Betrachten wir aber einige Querschnitte (Fig. 6 u. 7), die vor ihm liegen, so sehen wir, daß derselbe nach vorn in je drei links und rechts der Medianlinie gelegenen Faserpaketen übergeht.

Untersuchen wir noch die Struktur und die Verbindungen, die der Zentralkörper mit anderen Organen des Gehirns eingeht. VIALLANES schreibt über diesen Punkt bei seiner Beschreibung des Orthopterengehirns: „Dieses Organ (gemeint ist der Zentralkörper) ist vollkommen zusammengesetzt aus einem äußerst feinen und dichten fibrillären Gewebe. Er hat das Aussehen einer dichten halbsphärischen Calotte, liegt über der Medianlinie und wird von den Cerebralloben eingeschlossen. Er stellt einen zentralen Posten dar, gegen den hin die Fasern, die aus allen Punkten des Gehirns kommen, konvergieren. Der Zentralkörper verbindet sich in der Tat mit den Cerebralloben, den pilzförmigen Körpern, den optischen Ganglien und den Lobi olfactorii durch gut differenzierte fibrilläre Bündel.“

Bei Lepisma finden wir folgendes: Der ganze Zentralkörper ist von einer Neurogliahülle umgeben, liegt gleichsam in einer Netzkapsel. Von den beiden spitzen Enden gehen zahlreiche Nervenfasern in die Protocerebralloben. Nach vorn steht er in Verbindung mit den Beeren der Trauben. Auch von unten treten zahlreiche Fasern in das dichte Gewebe des Zentralkörpers ein. Es lassen sich auch deutliche Faserstränge verfolgen, die sich vom Lobus olfactorius nach dem Zentralkörper hinziehen.

Unter dem Zentralkörper liegen auch stets einige wenige Ganglienzellen; sonst scheinen keine Zellen zu ihm zu gehören.

Lobus opticus.

Die hohe Ausbildung und Differenzierung, wie wir sie bei anderen Insekten finden, weist der Lobus opticus bei Lepisma nicht auf, da die Augen dieses Tieres auf relativ niederer Stufe stehen. Lepisma besitzt 2 aus je 12 Einzelaugen zusammengesetzte Seitenaugen. Die Einzelaugen sind rund und berühren einander, wie OUDEMANS mitteilt, haben aber ein selbständiges Aussehen. — Stirnaugen fehlen.

Der Lobus opticus liegt bei Lepisma hinten und oben und ist das am meisten seitlich gelegene Organ im Gehirn; er ist eine seitliche Verlängerung des Protocerebrums. Er besteht aus einer äußeren Zellschicht mit zahlreichen Zellen und einer zentralen Fibrillärmasse. Diese letztere ist in mehrere Teile geschieden, welche mit den entsprechenden Teilen bei anderen Insektengehirnen homologisiert werden können, aber kleiner geblieben sind. JONESCU unterscheidet bei der Arbeitsbiene in der Reihenfolge von außen nach innen folgende vier Teile:

1) Die subretinale Nervenbündelschicht. Diese verbindet den Lobus opticus mit dem Facettenauge (la couche postrétienne, VIALLANES).

2) Die äußere Fibrillärmasse, die den Lobus opticus wie eine konkav-konvexe Linse bedeckt, und zwar mit der Konvexfläche nach außen (la masse ganglionnaire, VIALLANES; äußere Fibrillärmasse, KENYON).

3) Die mittlere Fibrillärmasse. Diese zweite Fibrillärmasse hat die Form einer konkav-konvexen Linse und liegt weiter nach innen. Mit ihrer konkaven Seite ist sie nach innen gerichtet (äußeres Marklager, BERGER).

4) Die innere Fibrillärmasse. Sie liegt noch weiter nach innen und hat eine kugelige Form (inneres Marklager, BERGER; la masse médullaire interne, VIALLANES). — Die äußere Fibrillärmasse ist mit der mittleren durch Fasern verbunden, welche die äußere Kreuzung bilden. Die mittlere Fibrillärmasse steht mit der inneren durch die innere Kreuzung im Zusammenhang.

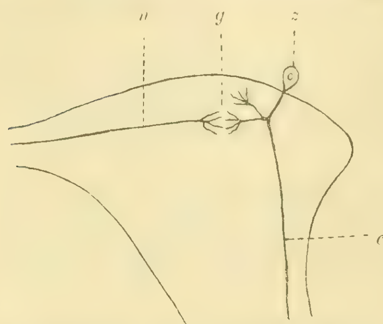
Bei Lepisma finden wir diese eben angeführten vier Teile auch, aber sie sind nicht so ausgebildet und nicht so hoch differenziert wie bei der Biene. Auf Fig. 9 u. 12 sehen wir in der Reihenfolge von außen nach innen die subretinale Nervenbündelschicht, die äußere, die mittlere und schließlich die innere Fibrillärmasse. Zwischen der äußeren und mittleren Fibrillärmasse sehen wir die äußere Kreuzung; sie wird von den Fasern, die die mittlere und äußere Fibrillärmasse verbinden, gebildet. Die mittlere und die innere Fibrilärmasse liegen dicht aneinander und sind nur durch einen schmalen helleren Streifen getrennt.

Lobus olfactorius.

Der Lobus olfactorius oder Riechlappen bildet den vorderen unteren Teil des Gehirns (Textfig. 1). Der Antennennerv tritt von der Seite her in den Riechlappen ein (Fig. 1, Taf. 29). Die

beiden Riechlappen sind sehr groß und reichen daher von beiden Seiten nahe an die Medianebene heran (Fig. 2 u. 14). Sie sind deutlich gegen das übrige Gehirn abgesetzt, aber mit den Protocerebralloben und mit der Schlundkommissur durch zahlreiche Bahnen verbunden.

Die histologischen Bestandteile des Lobus olfactorius sind folgende: 1) Die vom Antennennerven kommenden Nervenfasern, 2) ballenartige Fasermassen, an welche diese Nervenfasern herantreten; ich bezeichne diese Fasermassen im Anschluß an BETHE (Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus maenas) als Glomeruli [1]). 3) Faserstränge, welche von den Glomeruli aus nach anderen Teilen des Gehirns gehen. 4) Ganglienzellen an der Peripherie des Lobus olfactorius.



Textfig. 3. Hypothetisches Schema der Neurone des Lobus olfactorius. *n* Nervenfaser aus dem Antennennerv. *g* Glomerulus. *z* Zelle an der Peripherie des Lobus olfactorius. *c* Neurit zu *z*.

Den Zusammenhang zwischen diesen histologischen Bestandteilen muß man sich im Anschluß an die Untersuchungen von BETHE an Crustaceen und von KENYON an Bienen derartig vorstellen, wie ihn die schematische Textfig. 3 zeigt. Man sieht eine aus dem Antennennerven kommende Nervenfaser *(n)* (welche das Neurit einer in der Antenne gelegenen Sinneszelle ist) an den Glomerulus *(g)* herantreten; in diesem befindet sich auch ein Dendrit einer der Zellen, welche an der Peripherie des Riechlappens liegen *(z)*, und zu dieser Zelle gehört das Neurit *(c)*, welches nach dem Unterschlundganglion oder einem anderen Teile des Gehirns geht.

Betrachten wir nun einen Schnitt durch den Riechlappen (Fig. 1), welcher senkrecht zur Längsachse des Tieres, also parallel der Vorderfläche des Kopfes geht („Frontalschnitt" nach JONESCU). Man erkennt, daß die Glomeruli nicht gleichmäßig im Lobus ol-

1) Bei vielen Arthropoden kommen in den Riechlappen Glomeruli vor: BETHE fand sie bei Carcinus maenas, DIETL bei der Feldgrille (von ihm „Ballen" genannt), FLÖGEL bei Blatta (von ihm „Geruchskörper" genannt), JONESCU bei der Biene, PIETSCHKER bei der Ameise.

factorius verteilt sind, sondern daß sie in Gruppen beieinander liegen und daß diesen Gruppen jeweils auch eine Partie der Ganglienzellen entspricht. Um für diese Gruppen einen Namen zu haben, will ich sie (zusammen mit den zugehörigen Ganglienzellen) als Polster des Riechlappens bezeichnen. Auf der Figur sind an der oberen Seite des Riechlappens drei solcher Polster zu sehen, ein laterales, ein mittleres und ein mediales. An der unteren Hälfte sind die Polster nicht so deutlich ausgebildet; doch liegen hier ähnliche histologische Verhältnisse vor, da auch ein Belag von Ganglienzellen vorhanden ist. Die untere Hälfte hat einen mehr faserigen Charakter und man erkennt, daß zahlreiche Fasern des Antennennerven durch diesen Teil hindurch nach der Schlundkommissur und auch nach den Protocerebralloben gehen.

Die Verbindungen des Riechlappens mit den anderen Teilen des Gehirns sind mannigfacher Art[1]). Die Antennalganglien der beiden Hirnhälften sind durch deutliche Kommissuren verbunden, starke Faserstränge, welche von einer Seite zur anderen gehen, wie Fig. 3 zeigt. Sehr starke Verbindungen gehen nach den Protocerebralloben. Ein Teil dieser Verbindungsfasern bildet eine Kreuzung, wie Fig. 3 zeigt, indem Faserstränge nach den dorsalen Fasermassen der gekreuzten Seiten ziehen. Unter den Strängen, welche in die Protocerebralloben gehen, sind die Bahnen in die Trauben (Fig. 2) und nach dem Zentralkörper besonders hervorzuheben. Außerdem sind die Riechlappen durch direkte Bahnen mit den Ganglienzellen der pilzförmigen Körper verbunden (Fig. 17). Starke Faserstränge ziehen schließlich von den Glomeruli des Riechlappens abwärts in die Unterschlundganglien (Fig. 2 u. 17).

Da der Lobus olfactorius gegen die Schlundkommissur nicht deutlich abgegrenzt ist, mag hier auch ein dicker Faserstrang erwähnt werden, der im Uebergangsgebiet der beiden Teile aufwärts zu den Protocerebralloben zieht und in die ventrale Verbindungsbrücke derselben übergeht (Fig. 4 u. 5). Er stellt wahrscheinlich

---

1) Nach Haller steht das Antennalganglion bei Blatta orientalis in Verbindung 1) mit dem Antennalganglion der anderen Seite, 2) mit dem Pars intercerebralis anterior der beiden Seiten, 3) mit den pilzförmigen Körpern (Globulis), 4) mit dem ganzen übrigen seitlichen Teil des Protocerebrums, 5) mit dem Zentralganglion, 6) durch Vermittlung des Zentralganglions mit den optischen Zentren und 7) mit den Unterschlundganglien und dadurch mit dem ganzen Bauchmark.

einen Verbindungsstrang des Bauchmarks mit den Protocerebralloben dar, und ich will ihn als Hirnstiel, Pedunculus cerebri, bezeichnen.

Aus der Größe des Lobus olfactorius und aus seinem komplizierten Bau kann man den Schluß ziehen, daß die Lepismen in der Hauptsache Geruchstiere sind. Hierauf weist auch die folgende Angabe von R. Heymons (Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L., R. Heymons) hin: „Unter den Ganglienanlagen des Kopfes fallen während der Embryonalentwickelung besonders die Antennenganglien durch ihre Größe und Selbständigkeit auf.“ Auch aus dem Umstand, daß die optischen Ganglien klein und schwach entwickelt sind und aus dem lichtscheuen Verhalten der Tiere kann man auf ein gutes Geruchsvermögen schließen.

Nervus olfactorius und Sinnesorgane der Antenne.

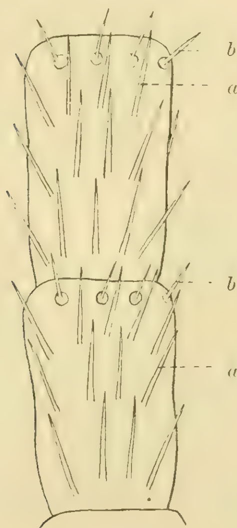
Aus dem Lobus olfactorius entspringt der Riechnerv, ein großer Nervenstrang, der in die Antenne eintritt (Fig. 1—3). Wir können im Lobus olfactorius selbst zwei Bündel von Nervenfasern unterscheiden; das eine kommt aus dem unteren Teil, das andere aus dem oberen Teil des Lobus. Auf Fig. 1 kann man deutlich sehen, wie die Faserstränge in die Glomeruli (Geruchskörper) des oberen Teils eintreten. Die beiden Hauptbündel (aus der unteren und aus der oberen Hälfte des Lobus olfactorius) bilden zusammen mit den anderen Fasern, die aus dem mittleren Teil des Riechlappens kommen, einen einzigen Strang, den Antennennerv. Ehe wir den Nerven weiter verfolgen, wollen wir einen kurzen Blick auf den Bau der Antennen selbst werfen.

Wir können an der Antenne drei Abschnitte unterscheiden: ein verkümmertes Basalglied, an dieses sich anschließend ein längeres zweites Glied und schließlich die eigentliche Geißel der Antenne. Im zweiten Glied, dem sogenannten Fühlerschaft, liegen starke Muskeln; dieses Glied dient also zur Bewegung der ganzen Antenne[1]). Der Riechnerv ist im Basalglied und im Fühlerschaft noch deutlich einheitlich; in der Fühlergeißel aber teilt er sich. Wir können zwei Teiläste, einen unteren und einen oberen unter-

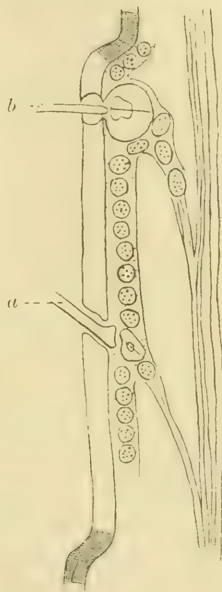
1) Von den motorischen Nerven der Antennen konnte ich nur einen kleinen Nerven finden, welcher auf Fig. 5 gezeichnet ist. Er geht zu den im Kopf liegenden Muskeln, welche sich an dem Basalglied ansetzen.

scheiden. Im weiteren Verlauf der Geißel verästeln sich die Stränge mehr und mehr, und die einzelnen Fasern treten an die Sinnesorgane der Antenne heran; die letzteren will ich jetzt noch beschreiben.

Wir finden an Sinnesorganen zweierlei Haare auf der Antenne, deren Bau und Wurzel ich an der Hand von Textfig. 4 u. 5 erklären will. Sehen wir zunächst Textfig. 4 an; diese stellt zwei Glieder der Geißel dar, die nach einer ungefärbten und ganz ein-



Textfig. 4.



Textfig. 5.

Textfig. 4. Zwei Glieder der Antenne. *a* schiefstehende, längere Haare. *b* kürzere Haare mit Scheibe.

Textfig. 5. Längsschnitt durch ein Glied der Antenne. *a* schiefstehendes, längeres Haar. *b* kürzeres Haar. Rechts sieht man den Nerven.

gelegten Antenne gezeichnet sind. Auf jedem Glied sitzen zweierlei Haare, längere und kürzere. Die kürzeren Haare finden sich nahe am äußeren Ende jedes Gliedes, also nach der Spitze der Antenne zu. Sie zeigen an ihrer Basis eine Scheibe und sind seitwärts gerichtet, so daß sie oft nahezu senkrecht zu der Antenne stehen. Die längeren Haare nehmen den größten Teil des Gliedes ein; sie bedecken es bis auf die vorderste Partie, die, wie gesagt, von den kürzeren Haaren besetzt ist. Die längeren Haare sind nach vorn gerichtet, laufen also im Gegensatz zu den zuerst beschriebenen

Haaren mehr parallel mit der Antenne. Von einer Scheibe an ihrer Basis sehen wir nichts.

Die genaueren Verhältnisse des Ursprungs der beiden Sorten von Haaren aus der Antenne zeigt Textfig. 5. Die schiefstehenden Haare *(a)* scheinen solid zu sein, denn ich konnte einen Zentralkanal nicht erkennen; sie gehen in schiefer Richtung durch die Chitinschicht hindurch und enden unterhalb derselben, wie Textfig. 5 zeigt. Man sieht unter dem Haar einen hellen Hohlraum, in dem ein dunkles Gebilde liegt; seine Natur ließ sich mit den stärksten Vergrößerungen nicht mit Sicherheit feststellen. Zu dem hellen Bläschen gehören ein oder zwei Sinneszellen, die sich aber von den anderen Hypodermiszellen in der Färbung nicht unterscheiden. — Die andere Sorte von Haaren ist nahezu senkrecht zur Oberfläche eingepflanzt, und die Chitinschicht besitzt an der Durchtrittsstelle einen kugeligen Hohlraum, der bei dem Oberflächenbild als die erwähnte Scheibe erscheint. Unter dem Haar liegt ein ziemlich großer kugeliger heller Raum, der offenbar dem hellen Raum des vorhin besprochenen Haares entspricht. In diesem hellen Raum befindet sich auch der dunklere Körper, durch den ein feiner Strang zu dem Haar geht, welcher offenbar dem „Terminalstrang" anderer Insektenriechhaare entspricht. Unter der hellen Blase liegt ein großer Kern, den ich als den Kern der Zelle ansehe, von der die Blase gebildet wurde. An der Blase und hinter derselben liegen noch einige Kerne, welche offenbar Sinneszellen angehören. Es ist also wie bei anderen Insektensinnesorganen eine Gruppe von Sinneszellen vorhanden, an welche der Nerv herantritt. Die physiologische Bedeutung der hellen Blase ist mir nicht verständlich geworden.

Die Schlundkommissur und das Unterschlundganglion.

Der Labrofrontalnerv.

Wir gehen jetzt von dem Oberschlundganglion zu der Schlundkommissur und zu dem Unterschlundganglion über. Zuerst behandle ich den Labrofrontalnerven, der aus der Schlundkommissur entspringt. Ich will die Bezeichnung Labrofrontalnerv (Jonescu) beibehalten; aber in Wirklichkeit besteht dieser Nerv aus zwei Nerven: dem Frontalganglionnerv und dem eigentlichen Labralnerv; beide Nerven haben allerdings eine einzige Wurzel, wie Jonescu bei der Biene gefunden hat.

Die theoretischen Ansichten über den Ursprung des Labralnerven gehen auseinander. Es stehen sich vor allem die Ansichten von VIALLANES und von JANET gegenüber. VIALLANES nimmt bekanntlich an, daß der Kopf der Insekten aus 6 Segmenten, 3 präoralen und 3 postoralen, gebildet wird und daß jedem Segment ein Ganglienpaar entspricht. Das Oberschlundganglion besteht nach ihm aus 3 verschmolzenen Ganglienpaaren, die den 3 präoralen Segmenten entsprechen; er unterscheidet demgemäß am Oberschlundganglion drei Abschnitte, nämlich Proto-, Deuto- und Tritocerebrum. Das Protocerebrum umfaßt die Zone der pilzhutförmigen Körper, der Facettenaugen und der Ocellen. Das Deutocerebrum wird von der Antennenzone gebildet. Das Tritocerebrum endlich innerviert die Labralzone. — Das Unterschlundganglion entsteht nach VIALLANES auch aus Verschmelzung von 3 Ganglienpaaren; diese innervieren die 3 postoralen Segmente, nämlich das mandibulare, das maxillare und das labiale Segment.

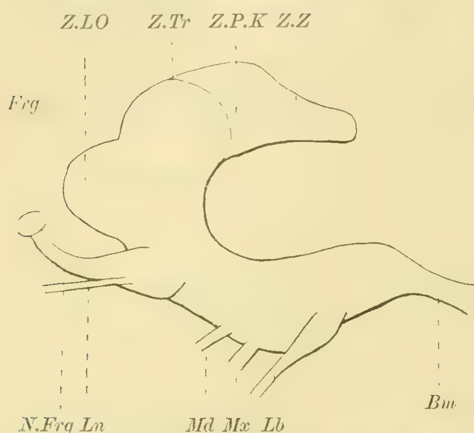
JANET nimmt auch an, daß der Kopf der Insekten aus 6 Segmenten entstanden ist. Er nennt sie wie folgt:

le métamère labral ou protocérébral
— antennaire ou deutocérébral
— postantennaire ou tritocérébral
— mandibulaire ou protognathal
— maxillaire ou deutognathal
— labial ou tritognathal.

Schon aus dieser Tabelle sehen wir, daß er in einem Punkte nicht mit VIALLANES übereinstimmt: JANET verlegt die Wurzel des Labralnerven in das Protocerebrum, während sie VIALLANES im Tritocerebrum sucht. JANET beruft sich auf die Ontogenie, welche beweise, daß die Oberlippe eine präantennale Bildung sei. Es ist aber nicht anzunehmen, daß ein präantennales Gebilde von einem postantennalen Nervenzentrum aus innerviert wird. Infolgedessen vertritt er den Standpunkt, daß die Wurzel des Labral- und auch des Frontalganglionnerven dem Protocerebrum angehöre. Als Tritocerebralnerv deutet er einen auf der Medianlinie gelegenen unpaaren Nerv, der den Muskel „Dilatateur inférieur du pharynx" innerviert. Der Ursprung dieses Nerven liegt nach JANET zwischen dem Deutocerebral- und dem Mandibularnerven.

Betrachten wir nun den Nerven selbst. JONESCU findet bei der Biene folgendes: Der Labral- und Frontalganglionnerv sind bei ihrem Austritt aus dem Gehirn vereinigt und besitzen eine einzige Wurzel. Sie bilden aber keinen Tritocerebrallobus. „Die Wurzeln gehen aus dem Protocerebrum hervor, und zwar ziehen Fasern, welche dann in den Frontalganglionnerven gehen, unter der Deutocerebralkommissur hinweg. Der größte Teil der Fasern aber kommt aus den Fasern der Deutocerebralkommissur und des Fasciculus antennalis superior. Die beiden verschmolzenen Wurzeln begeben sich nach unten und gabeln sich vor dem Ausgang aus

dem Gehirn in eine Wurzel des Frontalganglionnerven, welche verhältnismäßig dünn bleibt, und in eine sensible Wurzel des Labralnerven, welche viel dicker und etwas hinter der oberen Wurzel aus dem Gehirn heraustritt, nachdem sie eine sogenannte Tritocerebral-Unterschlundkommissur gebildet hat.“ Der Nerv liegt also hinter dem Deutocerebrum, und dies ist der Grund, warum ihn VIALLANES Tritocerebralnerv nennt. Vergleicht man Sagittalschnitte, so kann man den Labrofrontalnerv fast zu dem Unterschlundganglion rechnen.



Textfig. 6. Sagittalschnitt aus mehreren Schnitten kombiniert. *Frg* Frontalganglion. *Z.LO* Zone des Lobus olfactorius. *Z.Tr* Zone der Trauben. *Z.P.K* Zone des pilzförmigen Körpers *Z.Z* Zone der Zellenmasse des pilzförmigen Körpers. *N.Frg* Nerv des Frontalganglions. *Ln* Labralnerv. *Md* Mandibularnerv. *Mx* Maxillarnerv. *Lb* Labralnerv. *Bm* Bauchmark.

Sehen wir uns jetzt diese Verhältnisse bei Lepisma saccharina an, und zwar an der Hand von Sagittalschnitten (Textfig. 6 u. Fig. 17). Labral- und Frontalnerv haben anscheinend eine gemeinsame Wurzel. Sie bilden im Gegensatz zu den Bienen einen sehr stark ausgeprägten Lobus, der mit Ganglienzellen belegt ist (Textfig. 6 u. Fig. 17). Der Labralnerv liegt zu unterst, dem Unterschlundganglion am nächsten, während der Frontalnerv näher an dem Riechlappen liegt. Dieses bestätigt für Lepisma die Meinung JANETS, welcher sagt, daß bei allen Insekten die Labralnerven vom Gehirn neben den Konnektiven des Frontalganglions entspringen, speziell bei der Ameise dicht neben dem Konnektiv des Frontalganglions, und zwar ein wenig tiefer und ein wenig mehr nach außen. Ob die eigentliche Wurzel im Protocerebrum liegt, habe ich nicht verfolgen können. Der Labralnerv ist der schwächere; der Frontalganglionnerv ist verhältnismäßig stark. Er bildet zusammen mit dem entsprechenden Nerv der anderen Seite das über dem Schlund liegende Frontalganglion (Textfig. 6 u. Fig. 17), das zu dem Eingeweidenervensystem gerechnet wird.

Das Unterschlundganglion und seine Nerven.

Nach hinten setzt sich der Lobus olfactorius in die Schlundkommissur fort. Diese Kommissur ist bei Lepisma saccharina kurz; infolgedessen liegt das Unterschlundganglion (Ventrocerebrum) noch im Kopf und nicht, wie z. B. Binet bei der Coleoptere Rhizotrogus zeigt, im Prothorax. Bei unserem Objekt ist das Unterschlundganglion verhältnismäßig gut entwickelt und steht dem Oberschlundganglion nicht viel an Größe nach.

Wie ich schon in dem Abschnitt über den Labrofrontalnerv erwähnt habe, ist das Ventrocerebrum aus der Verschmelzung von 3 Ganglienpaaren hervorgegangen; diese 3 Ganglienpaare entsprechen den 3 postoralen Segmenten, dem Mandibulare, dem Maxillare und dem Labiale. Von jedem der 3 Ganglienpaare (Fig. 17) geht jederseits ein Nerv zu der entsprechenden Mundgliedmasse ab, und zwar von vorn nach hinten: Oberkiefer-, Unterkiefer- und Unterlippennerv (Textfig. 6 und Fig. 17).

Das Unterschlundganglion von Lepisma ist insofern von Interesse, als bei ihm die Verschmelzung der 3 Ganglienpaare keine vollständige ist. Zunächst sind die beiden Ganglien eines jeden Segmentes median nicht vollkommen miteinander verwachsen. Verfolgen wir eine Serie von Horizontalschnitten durch das Unterschlundganglion von oben her, so sehen wir zunächst zwei parallel nebeneinander verlaufende Stränge, die aus der Schlundkommissur hervorgehen (Fig. 15). Die folgenden Schnitte zeigen die Ganglienpaare, welche jeweils median durch Kommissuren verbunden sind (Fig. 16). Jedes Ganglienpaar besteht aus den beiden polsterförmigen Ganglien mit Zellenbelag. Aus den drei Ganglienpaaren entspringen die drei Nerven zum Oberkiefer, zum Unterkiefer und zur Unterlippe.

Wir sind mit der Beschreibung zu Ende. Ich will zum Schluß nur nochmals darauf hinweisen, welches die charakteristischen Eigentümlichkeiten des Lepismagehirns sind: die kugelige Gestalt der pilzförmigen Körper und die große Zellenmasse, die hinter denselben gelegen ist, die traubenförmigen Gebilde, welche bis jetzt noch bei keinem anderen Insektengehirne gefunden worden, die Größe des Lobus olfactorius und die Kleinheit des Lobus opticus, die Stärke des Labrofrontalnerven und sein Ursprung aus einem besonderen Lobus an der Schlundkommissur.

Die Untersuchung eines einzelnen Insektengehirnes erhält ihren Wert erst durch die Vergleichung mit den Gehirnen anderer

Insekten. Allmählich wird man zu einer vergleichenden Anatomie der Insektengehirne kommen, welche für das Verständnis des Insektenlebens ebenso wichtig sein wird, wie die vergleichende Anatomie der Wirbeltiergehirne für die Erklärung der psychischen Verschiedenheiten bei den Wirbeltieren von größter Bedeutung ist.

Bei einer Vergleichung zahlreicher Gehirne wird sich auch ergeben, welche Beziehungen zwischen dem verschiedenartigen Bau der Gehirne und der natürlichen Verwandtschaft der Ordnungen und Familien der Insekten bestehen.

Bis jetzt sind erst relativ wenige Insektengehirne einer genaueren Untersuchung mit den modernen Methoden unterzogen worden (vgl. den historischen Teil). Die zu einer eingehenden Vergleichung nötigen Grundlagen sind aber zurzeit noch nicht in ausreichendem Maße vorhanden.

Das Lepismagehirn weicht von den bisher bekannten Insektengehirnen ziemlich weit ab, und es gibt vielleicht Zwischenstufen, welche noch nicht untersucht worden sind. Meine Arbeit ist ein Baustein zu der vergleichenden Anatomie des Insektengehirns, an welchen sich noch viele andere anschließen müssen. Nur vermutungsweise kann ich die Ansicht aussprechen, daß die Eigenartigkeit des Lepismagehirnes der eigenartigen, relativ isolierten systematischen Stellung der Apterygoten entspricht.

Literaturverzeichnis.

1) Bellonci, Morphologia del sistema nervoso centrale della Squilla Mantis. Ann. d. Mus. civ. di Genova, Vol. XII, p. 78.

2) — Intorno alla struttura e alle connessioni dei lobi olfattori negli Arthropodi superiori e nei Vertebrati. Reale Academia dei Lincei, 1881—1882.

3) — Intorno al ganglio ottico degli arthropodi superiori. Internationale Monatsschr. f. Anat. u. Histol., Bd. III, 1886, Heft 6.

4) Berger, Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. a. d. zool. Institut Wien und Triest, Bd. I, 1878.

5) Bethe, A., Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus maenas. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIV, 1895.

6) — Studien über das Zentralnervensystem von Carcinus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. L, 1897.

7) — Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Aus dem phys. Inst. d. Univ. Straßburg. Bonn 1897.

8) — Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, 1903.

9) Binet, Contribution à l'étude du système nerveux sous-intestinale des Insectes. Journ. d'Anat. et Physiol (Duval), Vol. XXX, 1894.

10) Bouvier, M. E.-L., Henri Viallanes, sa vie et ses traveaux. Ann. des Sciences naturelles, Série 7, T. XV, 1893.

11) Carrière, Justus, Die Sehorgane der Tiere vergleichend-anatomisch dargestellt. München und Leipzig, 1885.

12) Cuccati, J., Ueber die Organisation des Gehirns der Somomya erythrocephala. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI, 1888.

13) Dietl, M. J., Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVII, 1876.

14) Dujardin, Mémoires sur le système nerveux des Insectes. Ann. d. Sc. Nat., Zool., 3. Série, T. XIV, 1850.

15) Flögel, J. H. L., Ueber den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl.-Bd. XXX, 1878.

16) Forel, A., Les Fourmis de la Suisse. Lyon 1874.

17) Graber, Die Insekten.

18) Grassi, B., Anatomie comparée des Thysanoures. Arch. Italiennes de Biologie.

19) Grassi, B. e Sandias, Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi osservazioni sui loro costumi. Catania 1893.

20) Haller, B., Ueber den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwickel., Bd. LXV, Bonn 1904.

21) Heymons, R., Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXII, 4.
22) Janet, Charles, Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insecte. Paris 1899.
23) Janet, Charles, Sur les nerfs céphaliques, les corpora allata et le tentorium de la fourmi (Myrmica rubra L.). Mémoires de la Société Zoologique de France, 1899.
24) — Anatomie de la tête du Lasius niger. Limoges 1905.
25) — Sur la morphologie de l'insecte. Limoges 1909.
26) Jonescu, C. N., Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLV, 1909.
27) Kenyon, C. F., The brain of the Bee. The Journal of Comparative Neurology, Vol. VI, 1896.
28) Kolbe, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten.
29) Krausse, H. A., Die antennalen Sinnesorgane der Ameise. Jena (Gustav Fischer) 1907.
30) Leydig, Fr., Vom Bau des tierischen Körpers. Tafeln zur vergleichenden Anatomie, Tübingen 1864.
31) Montillot, Louis, Les insectes nuisibles. Paris 1891.
32) Newton, E. F., On the brain of the Cockroach (Blatta orientalis). Quarterly Journal of micr. Science, Vol. XIX, 1879.
33) Rabl-Rückhard, Studien über Insektengehirne. Arch. f. Anat. u. Phys. (Reichert und Du Bois-Reymond), 1875.
34) Saint-Remy, Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes tracheates. Arch. de Zool. exp. et gén., 2. Série, T. V, 1890.
35) Viallanes, M. H., Le ganglion optique de la Libellule. Ann. Sc. nat. Zool., 6. Série, T. XVIII.
36) Viallanes, M. H., Sur la structure du cerveau des Hyménoptères. Bull. Soc. phil., 27 février 1886.
37) — La cerveau de la Guêpe (Vespa crabro et V. vulgaris). Ann. d. Sc. Nat., Zool., 7. Série, T. II, 1886.
38) — Système nerveux des Articulés. Ann. d. Sc. Nat., Zool., 7. Série, T. XIV.
39) — La structure du cerveau des Orthoptères. Bull. Soc. philomat. de Paris, 7. Série, T. XI, 12 février 1887.
40) — Le cerveau du Criquet (Oedipa coerulescens et Caloptenus italicus). Ann. d. Sc. Nat., Zool., 7. Série, T. IV, 1887.
41) — Le ganglion optique de quelques larves de Diptères. Ann. d. Sc. Nat. Zool., 6. Série, T. XIX.
42) Walter, G., Mikroskopische Studien über das Zentralnervensystem wirbelloser Tiere. Bonn 1863.

Erklärung der Tafelfiguren.

Buchstabenerklärung.

A Antenne
A.Fm äußere Fibrillärmasse
A.Kr äußere Kreuzung
B Beere der Trauben
ce äußerer Becher
ci innerer Becher
CK Zentralkörper
dF dorsale Fasermasse
F.CK Faserpakete, aus denen der Zentralkörper hervorgeht
FK Faserkugel (Becher des pilzförmigen Körpers)
F.LOl aus dem Riechnerv kommende Nervenfaser, die an einen Glomerulus herantritt
Frg Frontalganglion
Gl Glomerulus (Endbäumchen)
Gl FK Glomerulus der Faserkugel
h.T hintere Traube
I.Fm innere Fibrillärmasse
i.Gl innere Glomeruli
Kr Kreuzung der von den Lobi olfactorii nach den Protocerebralloben (dorsalen Fasermasse) verlaufenden Stränge
Lb Labiale
Lbgl Labialganglion
Lfrgl Labrofrontalganglion
L.Ol Lobus olfactorius
l.P laterales Polster des Lobus olfactorius
Md Mandibulare
Mdgl Mandibularganglion
M.Fm mittlere Fasermasse
mi.P mittleres Polster des Lobus olfactorius
m.P mediales Polster des Lobus olfactorius
Mx Maxillare
Mxgl Maxillarganglion
NLb Labialnerv
N.m motorischer Nerv der Antenne
N.Md Mandibularnerv
N.Mx Maxillarnerv
N.Ol Nervus olfactorius (Riechnerv)
P.c Pedunculus cerebri (Hirnstiel)
Pl Protocerebralloben
Sch Schlundkommissur
S.Nb subretinale Nervenbündelschicht
St Stiel der Becher
Ugl Unterschlundganglion
UH Untere Hälfte des Lobus olfactorius
V.B.FK Verbindung zwischen Beeren und Faserkugel
V.L.Ol.Sch Verbindung zwischen Riechlappen und Schlundkommissur (Unterschlundganglion).
v.T vordere Traube
V.ZZ.L.Ol Verbindung zwischen Riechlappen und Zellenmasse der Faserkugel
Z Große Zelle
Z.Z Zapfen der zu der Faserkugel gehörigen Zellenmasse.

Tafel 29 und 30.

Fig. 1—10 sind Querschnitte (senkrecht zur Längsachse und parallel zur Vorderfläche des Kopfes, Frontalschnitte nach Jonescu) durch das Gehirn von Lepisma saccharina in der Reihenfolge von vorn nach hinten angeordnet. Die Schnitte sind jeweils bis zur Medianlinie gezeichnet.

Fig. 1. Schnitt durch den Lobus olfactorius mit abgehendem Nervus olfactorius.

Fig. 2. Schnitt durch den Lobus olfactorius und den vorderen Anfang der Beeren.

Fig. 3 u. 4. Schnitt durch das Gebiet der Beeren und den Lobus olfactorius.

Fig. 5. Schnitt durch das Oberschlundganglion, Schlundkommissur und Unterschlundganglion.

Fig. 6. Schnitt durch die Trauben und die Anfänge des Zentralkörpers.

Fig. 7 u. 8. Schnitte durch den Zentralkörper.

Fig. 9 u. 10. Schnitte durch den Lobus opticus und die Faserkugel (Becher des pilzförmigen Körpers).

Fig. 11—16 stellen Horizontalschnitte durch das Gehirn von Lepisma dar, und zwar sind sie in der Reihenfolge von oben nach unten angeordnet.

Fig. 11. Schnitt durch die Faserkugel und den dazu gehörigen Zellenzapfen.

Fig. 12. Schnitt durch den Lobus opticus und den Zentralkörper.

Fig. 13. Schnitt durch die Trauben und ihre Stiele.

Fig. 14. Schnitt durch den Lobus olfactorius.

Fig. 15 u. 16. Schnitte durch das Unterschlundganglion, und zwar Schnitt 15 oben und 16 weiter unten.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch Ober- und Unterschlundgangion.

Beiträge zur Kenntnis von Polyxenus.

Von

Dr. Georg Reinecke,

Oberveterinär an der Militär-Veterinär-Akademie Berlin.

Hierzu Tafel 31—35 und 21 Figuren im Text.

In den letzten Jahren sind im Zoologischen Institut der Universität Jena unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. E. Ziegler eine Reihe von Untersuchungen über den Bau der Diplopoden-Myriapoden ausgeführt worden. In erster Linie wurde das Tracheensystem genau beschrieben, ferner der Darmkanal mit den Drüsen und der Genitalapparat. Iulus wurde durch H. Krug (1906) bearbeitet, Polydesmus durch W. Effenberger (1908), Craspedosoma und Glomeris durch W. Wernitsch (1909)[1].

Die vorliegende Arbeit, welche gewissermaßen als Abschluß dieser Untersuchungen zu betrachten ist, betrifft die sogenannte rauhschwänzige Pinselassel, Polyxenus lagurus De Geer. Ich wählte gerade diese Art, da sie in mancher Hinsicht von den oben genannten Diplopoden erheblich abweicht, und weil überhaupt von der feinen Anatomie der Pselaphognathen noch wenig bekannt ist.

Die Arbeit zerfällt in folgende Abschnitte:

I. Material und Methode.
II. Morphologie.
III. Ueber das Vorkommen und die Lebensweise von Polyxenus lagurus.
IV. Respirationssystem.
V. Darmkanal.
VI. Geschlechtsorgane.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. E. Ziegler, für seine freundliche Unterstützung, die er mir stets zuteil werden ließ, meinen aufrichtigsten Dank abzustatten.

---

1) Die Arbeit ist nach Abschluß meiner Untersuchungen erschienen. Wernitsch, W., Beiträge zur Kenntnis von Craspedosoma simile und des Tracheensystems der Diplopoden. Inaug.-Diss. Jena, 1910. (Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLVI, N. F. XXXIX, Heft 1, 1910.)

I. Material und Methode.

Polyxenus lagurus ist über ganz Deutschland verbreitet, kommt aber nicht an allen Orten vor. Durch einen glücklichen Zufall wurde es mir ermöglicht, das sonst schwer zu beschaffende Untersuchungsmaterial in reichlicher Menge aus den Parkanlagen des Schlosses Hummelshain (Herzogtum S.-Altenburg) zu erhalten.

Um die chitinigen Teile des Körpers genauer studieren zu können, bediente ich mich des Mazerationsverfahrens. Es wurde hierzu 40-proz. Kalilauge benutzt. Da aber die mazerierten Weichteile an den zarten Chitingebilden leicht haften blieben und die letzteren teilweise verdeckten, war es außerdem häufig noch notwendig, die Tiere auszukochen. Die inneren Organe lassen sich bei der geringen Körpergröße unseres Diplopoden nur äußerst schwer herauspräparieren.

Für die anatomische Untersuchung wurde eine große Anzahl von Schnittserien angefertigt. Als bestes Fixierungsmittel erwies sich das Henningsche Gemisch; ich mußte aber wegen der zarten Beschaffenheit des Objektes den Prozentsatz der Salpetersäure herabsetzen und mehr Alkohol hinzufügen. Das Gemisch hatte also folgende Zusammensetzung:

Pikrinsäure konzentr. in aqua	12	Teile
Sublimat konzentr. in 60-proz. Alkohol	24	„
Chromsäurelösung $^1/_2$-proz.	16	„
Salpetersäure konzentr.	5	„
Alcohol absolutus	60	„

Weniger gut bewährte sich zum Fixieren die starke Flemmingsche Mischung.

Eingebettet wurde zunächst versuchsweise in Celloidin-Paraffin und in reinem Paraffin. Als ausreichend erwies sich dabei Paraffin, das einen Schmelzpunkt von 56° C hatte.

Die 5—10 μ starken Schnitte sind mit Hämatoxylin-Ammoniumrubinpikrat (Ammoniumpikrat 0,8 g, Rubin S [= Säurefuchsin] 0,2 g, Alcohol absolut. 10,0 g, Aqua destill. 90,0 g) gefärbt worden.

Das Zoologische Institut in Jena besitzt eine Sammlung Schnittserien von Diplopoden, welche von dem verstorbenen Herrn Dr. vom Rath herrühren. Diese wurden zum Vergleich herangezogen.

Die Mehrzahl der Abbildungen ist mit Hilfe des Zeissschen Zeichenapparates entworfen. Bei der genaueren Ausführung der Bilder war mir der bekannte Zeichner, Herr Adolf Giltsch, in dankenswerter Weise behilflich.

II. Morphologie.

Von den früheren Autoren, die sich mit Polyxenus befaßt haben, ist naturgemäß in erster Linie die äußere Gestalt berücksichtigt und mehrfach beschrieben worden, zuerst von De Geer gegen Ende des 18. Jahrhunderts. Von neueren Arbeiten, die in den letzten 30 Jahren entstanden sind, will ich hier besonders diejenigen von Bode, Latzel, Heathcote und Humbert hervorheben.

Da verschiedentlich die Angaben der genannten Forscher voneinander abweichen, habe ich versucht, die strittigen Punkte klarzulegen und unsere Kenntnis des Tieres nach einigen Richtungen hin zu erweitern.

Der im ausgewachsenen Zustande einschließlich der Schwanzbüschel ca. 3 mm lange und 1,2 mm breite Körper des Tieres erscheint dorsoventral zusammengedrückt und setzt sich aus einer Anzahl von Segmenten zusammen, die hinsichtlich ihrer Form und Größe Verschiedenheiten aufweisen. Bevor auf die Besprechung der einzelnen Segmente des Körpers eingegangen wird, wollen wir zunächst den Kopf betrachten.

Der Kopf.

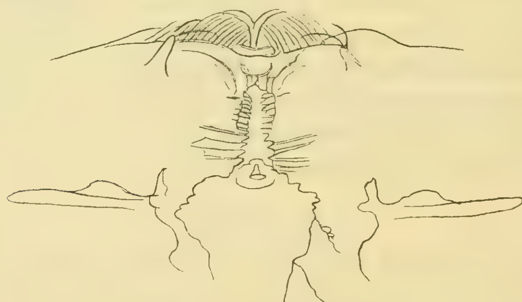
Der im Verhältnis zum Körper immerhin große Kopf bildet mit der Rückenfläche nahezu einen rechten Winkel. Die Gesichtsfläche ist dabei mehr nach unten und hinten gewendet und das Kinn gegen die ventrale Körperfläche hin ein wenig angezogen (siehe dazu Tafelfig. 6 a u. 7). Als Ganzes könnte man die Kopfkapsel der Form nach mit einem etwas zusammengedrückten und an seinem spitzen Pole mehr abgestumpften Hühnerei vergleichen. Der Kopf ist somit mehr in die Breite als in die Länge entwickelt, und zwar derart, daß der größte Durchmesser zwischen den beiderseitigen Ocellen zu suchen ist.

Wie bei den anderen Arthropoden setzt sich der Kopf aus mehreren Segmenten zusammen, die sich während der embryonalen Entwickelung vereinigen. Obgleich bisher Untersuchungen nach dieser Richtung hin bei Polyxenus noch ausstehen, so ist mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß hier ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie durch Heymons bei der Gattung Glomeris sowie durch Rossi und Silvestri bei Iulus festgestellt wurden. Da bereits in den Arbeiten von Krug und Effenberger ausführlich auf die Untersuchungen der genannten Autoren Bezug genommen

wurde, will ich nur ganz kurz nochmals das Wichtigste zusammenfassen.

Nach HEYMONS entsteht der Kopf aus einem Antennen-, einem Mandibular- und einem Maxillarsegment. Dazu zählt er noch einen präantennalen Kopfabschnitt ohne Gliedmaßen. Dem Maxillarsegment schließt sich außerdem ein Postmaxillarsegment an, welches keine Extremitäten besitzt. ROSSI ist nach seinen Untersuchungen an Iulus zu dem Resultate gelangt, daß der Kopf aus 4 Segmenten entsteht, von welchen das erste die Antenne trägt und das zweite keinerlei Anhänge weiter besitzt. Das dritte Segment trägt die Mandibeln und das vierte das Gnathochilarium. Ebenso wie ROSSI unterscheidet auch SILVESTRI 4 Segmente, rechnet aber wie HEYMONS außerdem ein Postmaxillarsegment hinzu.

Das Dach der Kopfkapsel setzt sich nach HEYMONS aus den



Textfig. 1. Die Oberlippe.

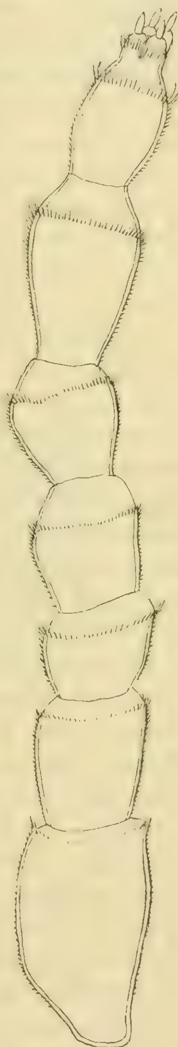
dorsalen Teilen des präantennalen Abschnittes und denen der 3 übrigen Segmente zusammen. Alle diese Stücke sind auf das innigste miteinander verwachsen. Beim entwickelten Tiere unterscheidet man an der Kopfkapsel nun folgende Abschnitte: das Labrum, den Clypeus und das Epicranium.

Das Labrum oder die Oberlippe. Dieselbe ist in ihrem vordersten Teile ziemlich stark eingeschnitten und im Gegensatz zu derjenigen der Polydesmiden, Iuliden und Chordeumiden, Lysiopetaliden und Glomeriden zahnlos. Auf ihrer oberen Fläche bemerkt man eine feine Streifung (Textfig. 1).

Der weiter rückwärts sich anschließende, von LATZEL als Dach der Mundhöhle, von O. VOM RATH als Epipharynx bezeichnete Teil zeigt sich verdickt und ist mit feinen spitzen Stacheln oder Zähnchen, wie man diese Chitingebilde auch nennen könnte, besetzt (Tafelfig. 20 *cph*). LATZEL macht besonders auf diese Gebilde

aufmerksam und spricht sich gleichzeitig dahin aus, daß dieselben beim Kaugeschäft eine Rolle zu spielen scheinen, indem wahrscheinlich die Oberkiefer hieran angestemmt und hin- und hergerieben werden, um die Nahrung zu zerkleinern.

Der Clypeus, die Antennen und die Sinnesorgane des Kopfes. Der Clypeus, auch Kopfschild oder Stirnteil genannt, ist annähernd herzförmig. Hier sind die im Vergleiche zu den übrigen Chilognathen verhältnismäßig kurzen und geraden achtgliedrigen Antennen eingelenkt. Die Glieder der letzteren sind unter sich nicht gleich groß. Während das Endglied stark reduziert erscheint und auf seiner freien oberen Fläche vier ungefähr im Quadrat gestellte Sinneskegel trägt, zeichnen sich das 1., 2. und 6. Glied vor den übrigen noch durch ihre besondere Größe aus. Der obere Rand jedes Antennengliedes ist mit einem feinen Haarsaum umkränzt. Das 6. und 7. Glied sind in dieser Zone noch mit einigen etwas größeren Haaren ausgestattet (Textfig. 2).



Textfig. 2. Die Antenne eines ausgewachsenen Tieres.

Bei der Betrachtung des feineren Baues der Antennen interessiert uns vor allem der zu den Sinneskegeln gehörige nervöse Apparat. Der starke Antennennerv teilt sich nach der Antennenspitze zu und tritt im 7. Antennengliede in mehrere Gruppen dicht aneinander gelagerter Sinneszellen ein, deren große runde Kerne stark chromatinreich sind (Tafelfig. 12 *gzk*). In diesen Zellen findet sich außerdem in reichlicher Menge ein feines Pigment *(pgt)*. Neben den Kernen der Sinneszellen sehen wir, mehr der Wand genähert, langgestreckte Kerne von Hypodermiszellen (Tafelfig. 13 *hypzk*). Am terminalen Gliede der Antenne treten aus den Gruppen der Sinneszellen feine Nervenfasern heraus, welche in die Kegel ziehen. An letzteren setzt sich die Spitze deutlich ab; sie wird von den Autoren „Endknöpfchen" genannt. In der Tafelfig. 12 sind auch die lateral von dem Nervenstrang verlaufenden quergestreiften Muskeln *(mus)*,

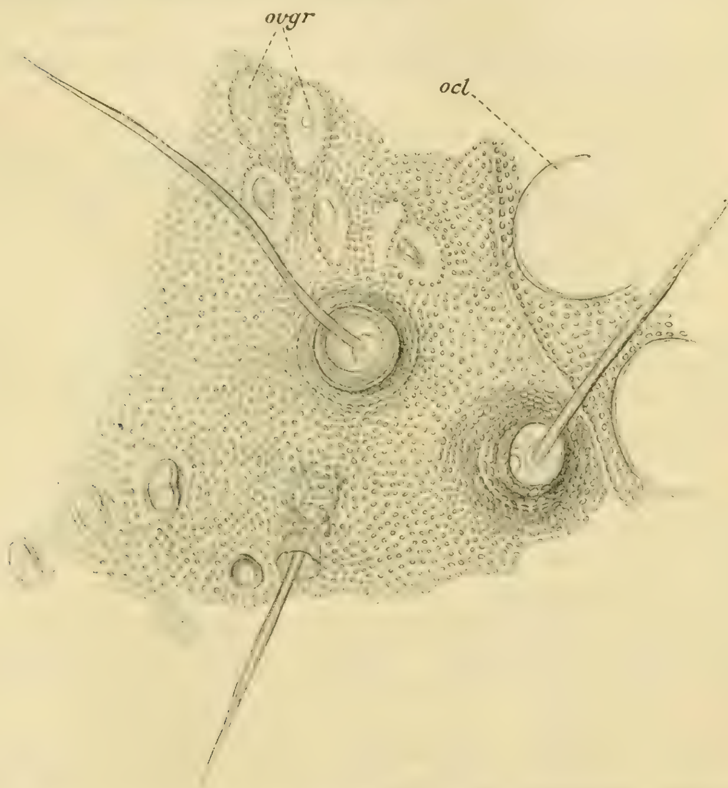
die die Antennen bewegen, zu sehen. In dem 5. und 6. Gliede fand ich große, langgestreckte Zellen, welche den Nervenstrang umschließen. Das Protoplasma derselben zeigt eine schwammige Struktur (Tafelfig. 13). Ihre runden Kerne haben Aehnlichkeit mit denjenigen, welche in den Zellen des Fettkörpergewebes vorhanden sind. O. vom Rath, der den histologischen Bau der Antennen von Polydesmus untersuchte, machte darauf aufmerksam, daß diese Zellen keine Sinneszellen sind.

Die am oberen Rande der Glieder stehenden Haare sind wahrscheinlich Sinneshaare. Die zugehörigen Sinneszellen sind aber bei der Kleinheit der Verhältnisse nicht mit Sicherheit nachzuweisen.

Seitwärts von den Fühlern, jedoch ein wenig höher als deren Insertionsstellen, liegen die 6 Ocellen auf einer runden und aufgewölbten, bei älteren Tieren rotbraun, bei den jüngsten Larvenstadien schwarzbraun erscheinenden Prominenz. Die Verteilung derselben ist aus der Tafelfig. 8 zu ersehen. Infolge ihres starken Lichtbrechungsvermögens und der konvexen Beschaffenheit der Außenfläche heben sie sich deutlich von der Umgebung ab. Nach Bodes Beschreibung sollen 7, nach Menge sogar 13 Ocellen auf jeder Seite vorhanden sein. Diesen Angaben tritt Latzel mit der Behauptung entgegen, daß er nach oftmaliger Untersuchung stets jederseits nur 6 Ocellen deutlich feststellen konnte. Letzteres kann ich bestätigen. Es soll aber hier gleichzeitig darauf hingewiesen sein, daß nicht allen Pselaphognathen 12 Ocellen zukommen. So z. B. hat Monographis nach Attems insgesamt 16 Ocellen, während Lophoproctus überhaupt keine Augen besitzt. In Tafelfig. 9 haben wir einen Längsschnitt, in Tafelfig. 10 einen Querschnitt durch die Ocellen von Polyxenus vor uns. Die Linse *(l)* ist im Bogen nach außen und innen hervorgewölbt. Darunter liegen 4 Kristallkegel *(kk)*, welche auf dem Querschnitt dreieckig erscheinen. Auf den Abbildungen sind außerdem die Kerne der Pigmentzellen und der Retinazellen zu sehen.

Betrachtet man das Augenfeld von oben, so gewahrt man medianwärts in der Nähe der Ocellen drei eigentümliche napfförmige Organe, deren oberer Rand wallartig verdickt erscheint, und aus deren mittlerer Vertiefung ein Haar hervorragt, an dem man einen stärkeren Schaft und eine feinere Spitze unterscheiden kann; die Uebergangsstelle ist durch eine allmähliche Verschmälerung gekennzeichnet. Zwei dieser von Bode als Geruchsorgane angesprochenen Gebilde sind von gleicher Größe; das kleinere

dritte ist ein wenig gegen die Chitindecke geneigt (Textfig. 3). Offenbar hat BODE das letztere übersehen, da von ihm nur zwei dieser Organe erwähnt und gezeichnet sind. LATZEL und HUMBERT geben eine richtige Abbildung. Tafelfig. 11 zeigt einen Schnitt, welcher alle Einzelheiten dieses eigentümlichen Sinnesapparates mit völliger Klarheit erkennen läßt.



Textfig. 3. Sinnesorgane von oben gesehen. *ovgr* ovale Gruben. *ocl* Ocellen.

Der Haarschaft entspringt im Grunde einer sanduhrförmig eingeschnürten Einsenkung des Chitins. Zu jedem Sinneshaar gehört eine Gruppe von Sinneszellen, deren große Kerne *(gzk)* reichlich Chromatin enthalten. In ähnlicher Weise, wie dies bei den Antennen der Fall ist, gehen aus diesen Zellkomplexen feine Nervenfasern hervor, die in das Haar eintreten. In der Umgebung der runden Kerne dieser Sinneszellen sieht man auf demselben Schnitt kleine längliche Zellkerne, die sich intensiver färben *(hypzk)*. Da

letztere den unter der Chitindecke gelegenen Zellkernen der Hypodermis gleichen, halte ich sie ebenfalls für Kerne von Hypodermiszellen, welche, wie schon gesagt wurde, die Sinneszellgruppen teilweise umhüllen. Wir haben hier Sinnesorgane vor uns, die in ihrem histologischsn Bau den sogenannten Geruchshaaren, wie sie in den Antennen des Flußkrebses vorkommen, außerordentlich ähnlich sind. Ueber die physiologische Bedeutung dieser Sinnesorgane bei Polyxenus gehen die Meinungen der Autoren auseinander. Die Ansicht Bodes, daß es sich um Organe handelt, die das Geruchsvermögen vermitteln, wird bestritten.

Heathcote sieht in ihnen Tastorgane; er schreibt: „On account of the manner, in which this organ is adepted to convey movements to the sense-cell, and is rather fitted to convey actual pressure than delicate vibrations, I hold it to be a tactile organ rather than an olfactory one."

Hinter diesen Gebilden befinden sich, wie Textfig. 3 *(ovgr)* zeigt, seltsame ovale Vertiefungen, die wohl den hufeisenförmigen Gruben der Glomeriden entsprechen dürften. Vielleicht liegen hier Rudimente von Sinneshaaren vor. Ihre Funktion ist noch nicht klargestellt.

Das Epicranium oder der Hinterkopf. Es ist jener stark aufgewölbte Teil der Kopfkapsel, der nach hinten den Abschluß bewirkt. Nach vorn zu trägt er eine schmale Borstenzone, die sich aus zwei dicht nebeneinander liegenden Reihen kurzer Borsten zusammensetzt. Diese querovale Binde liegt in Höhe der Ocellen und reicht mit ihren Enden bis nahe an die erwähnten napfförmigen Sinnesorgane. Dahinter gewahrt man dann noch zwei kleine liegende Borsten, die nach vorn in einem stumpfen Winkel konvergieren. Was sonst die Beborstung des Kopfes anbetrifft, so sei der Vollständigkeit halber erwähnt, daß sich an der Stirn, dicht über dem Ursprung der Antennen, noch eine ähnliche, aber stärkere Borstenzone befindet. Die Form der Kopfborsten ist aus Textfig. 9 unter a ersichtlich.

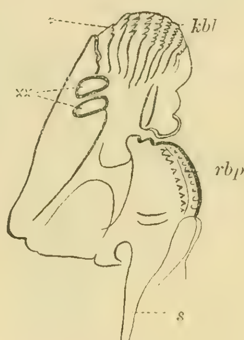
Oberkiefer. Die beiden Oberkiefer oder Mandibeln, welche von der Oberlippe und dem Stirnteile zum größten Teile bedeckt werden, gleichen in ihrem Bau denjenigen der übrigen Diplopoden. Sie sind durch Gelenke mit den seitlich am Kopfe befindlichen Backenteilen verbunden, an deren Innenflächen sich die mächtigen, von einer starken Sehne fächerförmig ausstrahlenden Mandibularmuskeln inserieren. Nach Latzels Auffassung werden die Backenteile zum Oberkiefer gerechnet und als Stämme (Stipites) be-

zeichnet. Der darunterliegende Teil, welcher das Zerkleinern der Nahrung besorgt, der eigentliche Oberkiefer also, wird auch Lade genannt. Bei Polyxenus bestehen die Backenteile ähnlich wie bei Glomeris aus verhältnismäßig langen, gebogenen Chitinstücken, deren Seitenränder aufgewölbt erscheinen.

An dem Oberkiefer unterscheiden wir den unteren Teil, welcher die Reibeplatte trägt, und den oberen Teil, an dem sich die Kammblätter befinden (vgl. Textfig. 4 u. 5). Die breite Reibeplatte *(rbp)* ist an der Oberfläche mit einer Anzahl querliegender, mit



Textfig. 4.



Textfig. 5.

Textfig. 4. Rechter Oberkiefer von oben gesehen. *kbl* Kammblatt. *rbp* Reibeplatte. *s* Sehne.

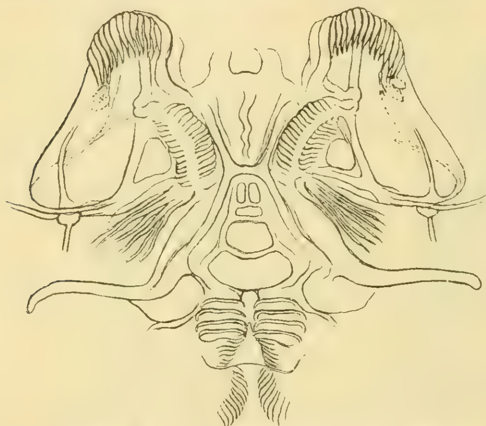
Textfig. 5. Rechter Oberkiefer von unten gesehen (halbschematisch).

Zähnchen ausgestatteter Leisten besetzt. Von beiden Enden dieser Platte gehen gleichsam als Streben zwei wohlentwickelte Chitinbalken aus, welche gegen den Gelenkteil des Oberkiefers hinziehen. An dem hinteren Teile der Reibeplatte hat eine hellglänzende Sehne *(s)* ihre Insertionsstelle. Die Gegend der Mundhöhle, an welcher sich die Oberkiefer ansetzen, wird durch das Schlundgerüst gestützt, welches, wie Textfig. 6 zeigt, aus dem Hypopharynx und seinen Armen besteht.

Am oberen Teile des Oberkiefers sieht man mehrere Reihen aneinander gelagerter Zähnchen, die von oben nach unten an Stärke allmählich abnehmen. Die einzelnen Zahnreihen werden als Kammblätter *(kbl)* bezeichnet und stellen in ihrer Gesamtheit das so-

genanten Kaupolster dar. Ein typischer Hauptzahn ist nicht entwickelt, er wird durch etwas stärkere Zähne der Zahnreihen vertreten. Unter diesen stärkeren Zähnen ragen ventralwärts zwei starke, flache, zahnartige Erhebungen hervor (Textfig. 5 bei **).

Unterlippe. In gleicher Weise wie bei den übrigen Diplopoden sind auch bei den Pselaphognathen die Maxillen zu einer Mundklappe, dem Gnathochilarium, verwachsen. Daß ein Gnathochilarium vorhanden ist, hat meines Wissens nur Graf Attems in seiner Arbeit über „Javanische Myriopoden“ klar erkannt. Genauer beschrieben wird dasjenige von Monographis Kraepelini.



Textfig. 6. Die Oberkiefer mit dem Schlundgerüst von oben gesehen.

Bode erwähnt in seiner Monographie über Polyxenus nur beiläufig, daß die Mundhöhle durch eine Unterlippe geschlossen wird, welche abweichend von den entsprechenden Organen der Polydesmiden und Iuliden ein Paar wohlentwickelter Taster trägt. Er sagt von letzteren weiterhin: „Ihre Aehnlichkeit mit einem Fußpaar ist sehr ins Auge fallend und hat Gervais veranlaßt, dem Tiere 14 Fußpaare zu vindizieren.“

Auch aus der Beschreibung und Zeichnung, welche Latzel in seinem klassischen Werke „Die Myriopoden der österreichisch-ungarischen Monarchie“ gibt, ist zu ersehen, daß das zweite Mundgliedmaßenpaar lippenförmig und rudimentär beschaffen ist. Es beschränkt sich lediglich auf zwei große, schnurrbartartige, nach rechts und links gestreckte fußförmige Taster (Lippentaster). Er erwähnt dann noch, daß hinter den Tastern eine quere Platte vorhanden sei, die möglicherweise aus der Verwachsung der beiden Stämme dieser Mundgliedmaße entstanden ist. Dahinter wieder lagert eine zweite, größere Platte, die wohl dem Hypostoma der Chilognathen entsprechen mag.

Das Vorhandensein eines typischen Gnathochilariums erscheint nach dieser Schilderung zweifelhaft. Desgleichen läßt eine schema-

tische Abbildung, die sich in Humberts Myriapodenarbeit findet, Einzelheiten in der Zusammensetzung nicht erkennen.

Das Herauspräparieren der Mundklappe bereitet einige Schwierigkeit, wie dies ja auch von anderer Seite betont wurde. Mit spitz geschliffenen Präpariernadeln gelingt indessen diese Operation unter dem Mikroskop bisweilen. Erforderlich ist nur genügend mazeriertes und zahlreiches Material. Da aber an Mazerationspräparaten die einzelnen Teile, aus denen sich dieses Gebilde zusammensetzt, nicht deutlich zutage treten, und somit die Beurteilung erschweren, habe ich versucht, an Schnittserien einen Einblick in die feineren Strukturverhältnisse zu gewinnen.

Bevor jedoch mit der Beschreibung dieses interessanten Teiles der Mundwerkzeuge begonnen wird, ist es vielleicht zweckmäßig, einige einleitende Bemerkungen über das Gnathochilarium der Diplopoden vorauszuschicken, welches bei den verschiedenen Formen nach einem bestimmten Schema gebaut ist.

Die älteren Autoren unterscheiden an dem Gnathochilarium als Hauptteile je eine äußere und innere Lade sowie eine unpaare Mittelplatte. In der neueren Diplopodenliteratur unterscheidet man folgende Abschnitte: Das Kinn (Mentum), das Vorderkinn (Promentum), die beiden Angeln (Cardines), die beiden Stämme (Stipites), die beiden Zungenplatten (Lamellulae linguales). Die Stammteile tragen an ihrem vorderen Ende zwei verhältnismäßig kurze Laden, eine äußere, meist etwas schwächere und eine innere Lade (Mala gnathochilarii exterior et interior). O. vom Rath zeigte, daß die Laden Träger von Sinnesorganen sind.

Die Frage, ob die Unterlippe der Diplopoden aus der Verwachsung eines oder zweier Extremitätenpaare hervorgegangen ist, will ich hier unberührt lassen. Jedenfalls ist aus den entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen, welche Heymons bei einer Iulusart anstellte, mit ziemlicher Klarheit zu ersehen, daß nach Verwachsung der Maxillen später in jeder Hälfte eine Teilung in einen medianen und lateralen Abschnitt stattfindet. Die medial gelegenen Teile entsprechen den Lamellulae linguales, die lateral gelegenen den Stipites gnathochilarii. Der hintere basale Abschnitt der miteinander verwachsenen Maxillen aber bleibt ungeteilt und bildet das Mentum sowie einige akzessorische Chitinstücke.

Absichtlich habe ich bei Aufzählung der einzelnen Teile, aus denen sich das Gnathochilarium zusammensetzt, bisher das sogenannte Kehlstück (Hypostoma) nicht erwähnt. Bei Polyxenus besteht es aus einer hufeisenförmig gebogenen, nach oben offenen

Chitinspange, die sich zwischen Mundklappe und Ventralplatte des ersten Beinpaares einschiebt.

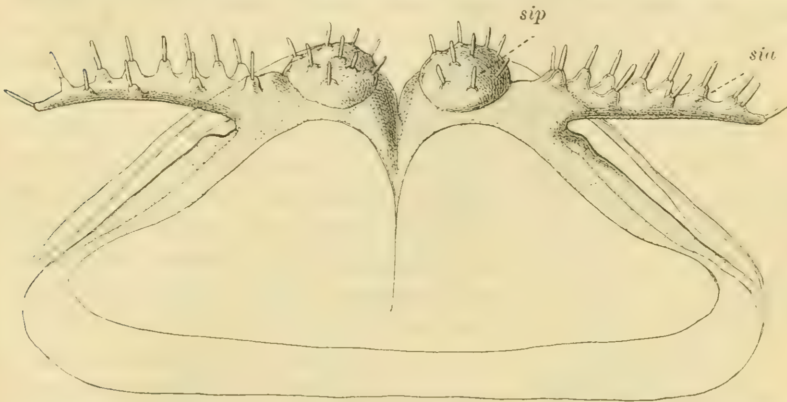
Der von ATTEMS vertretenen Ansicht, daß dieses unpaare Chitinstück als Ventralplatte des ersten Rumpfsegmentes aufzufassen ist, kann ich nicht beipflichten. Der genannte Autor sagt weiterhin: „An das Gnathochilarium der Pselaphognathen schließt sich natürlich kein dem Hypostoma der Chilognathen gleichgeformtes und gleichwertiges Kehlstück an; dieses ist, wie wir wissen, die Ventralplatte des ersten fußlosen Rumpfsegmentes, hier aber besitzt das erste Segment noch Reste von Extremitäten, was also ein sehr ursprüngliches Merkmal und eine weitere Stütze für meine schon öfter vertretene Ansicht ist, daß immer das erste Rumpfsegment der Chilognathen das fußlose ist, nicht abwechselnd eines der ersten vier, wie in der Literatur vielfach zu finden."

Um Irrtümer auszuschließen, muß zunächst eingeschaltet werden, daß ATTEMS die sogenannten Taster der Unterlippe als Beinrudimente, die dem ersten Segment angehören sollen, anspricht. Er schreibt: „Mit der Entdeckung des typischen Diplopodengnathochilariums und des Zusammenhanges dieses rudimentären ersten Beinpaares mit dem ersten Rumpfsegment erscheint natürlich seine bisherige Deutung als „zweites Mundgliedmaßenpaar" oder „Taster" oder wie es sonst noch genannt wurde, als eine irrige. Die Zeichnung, die HUMBERT in den Myriapodes de Genève gegeben hat und die SILVESTRI in seine „I Diplopodi" übernommen hat, ist eine falsche. HUMBERT zeichnet kugelige Basis und Seitenast als völlig voneinander getrennte, dem Kopfschild aufsitzende Teile. LATZELS Darstellung in den Myriopoden der österreichisch-ungarischen Monarchie II ist eine viel richtigere, aber auch er begeht den Fehler, dieses Beinpaar dem Kopfe aufsitzen zu lassen und hat das Gnathochilarium übersehen."

Diese Auffassung von ATTEMS ist unrichtig. Zunächst ist ein fußloses Rumpfsegment bei Polyxenus überhaupt nicht vorhanden. Die von ihm als Beinrudimente angesehenen Taster der Unterlippe entsprechen den sogenannten äußeren Laden des Gnathochilariums der Diplopoden und sind wie diese Träger von Sinnesorganen. Ich bezeichne daher das fragliche Gebilde als Sinnesast *(sia)*. Medianwärts von ihm sieht man eine kugelige, polsterartige Erhebung, auf welcher zahlreiche kleine Sinneshaare stehen, und die ich daher als Sinnespolster *(sip)* bezeichne; sie entspricht den sogenannten inneren Laden der anderen Diplopoden. Zu dem Sinnesast und dem Sinnespolster gehören große Gruppen von

Sinneszellen, welche in dem Gnathochilarium liegen. Von diesen zieht ein breiter Terminalstrang zu den genannten Organen (vgl. Textfig. 7 u. Tafelfig. 14 u. 15).

Das Gnathochilarium des Polyxenus ist vorwiegend in die Breite entwickelt. Die kräftigen, dreieckigen Stammteile (Stipites) verschmälern sich nach vorn zu, so daß man von einer Mala exterior und interior kaum sprechen kann. Die Unterscheidung eines Mentum ist nicht gut möglich, da die Teile mangelhaft abgegrenzt sind. Zwischen den verhältnismäßig kurzen Lamellula linguales *(ll)* und den Stipites mündet der Ausführungsgang der tubulösen Drüse *(atdr)*. An ihrem dorsalen, d. h. der Mundhöhle



Textfig. 7. Das Gnathochilarium von unten gesehen. *sia* Sinnesast. *sip* Sinnespolster.

zugekehrten Teile wird die Mundklappe von zwei zarten Chitinplatten bedeckt, welche die Seitenränder der Stammteile überragen. Diese Gebilde können dem Hypopharynx zugerechnet werden.

Der Rumpf und die Gliedmaßen.

Wir kommen nun zur Besprechung der einzelnen Segmente, welche den Rumpf zusammensetzen. Abgesehen vom Kopf besteht der Körper des erwachsenen Tieres aus 11 Segmenten oder Zoniten, welche unter sich durch membranöse Häute, die Membranae interzoniticae, verbunden sind. Bei afrikanischen Arten sollen sich indessen 12—13 Segmente vorfinden.

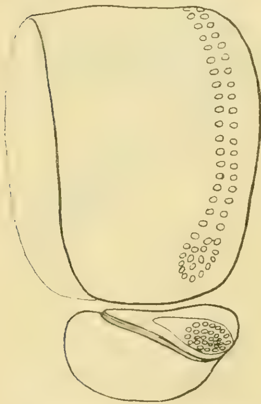
Von diesen 11 Segmenten tragen die ersten 4 je 1, die folgenden 4 je 2 und das drittletzte wieder nur 1 Beinpaar. Dem vorletzten und dem Analsegmente fehlen Gliedmaßen. Gegenüber der Mehrzahl der Diplopoden, bei denen eines der 4 einfachen

Segmente, und zwar das zweite oder dritte, fußlos ist, besitzt Polyxenus also an den 4 ersten Körpersegmenten je ein völlig entwickeltes Fußpaar.

Betrachten wir zunächst die doppelfüßigen Segmente. Ein solches Zonit, das auf den ersten Blick als starrer Ring erscheinen könnte, setzt sich aus mehreren, beweglich miteinander verbundenen Teilstücken zusammen. Man unterscheidet an demselben:

1) das Rückenschild oder den Tergiten,
2) die beiden Seitenschilder oder Pleuren,
3) die Ventralplatten oder Lames pedigères (Brandt).

Der vordere Teil des einem Sattel ähnlichen Rückenschildes ist am lebenden Tiere unter den hinteren Abschnitt des vorhergehenden Tergiten geschoben. Dicht vor seinem hinteren Rande befinden sich 2 nahezu parallel verlaufende, nach dem unteren Schildrande hin durch ein Büschel geschlossene Reihen keulenförmiger, gezähnter Borsten. Die Trichome der vorderen Reihe sind aufgerichtet, während diejenigen der hinteren Reihe mehr dem Körper anliegen. Ihre Form sowie die Anordnung ist aus der Textfig. 9 unter b zu sehen. An die unteren Ränder des Rückenschildes schließen sich jederseits die nach der Körpermitte zu umgebogenen Pleuren an. Diese tragen ein stärkeres Seitenpolster, welches mit Borsten verschiedener Größe besetzt ist. Die randständigen Trichome eines solchen Büschels sind kürzer als die in der Mitte befindlichen (Textfig. 8 und 9 unter c).



Textfig. 8. Rückenschild mit linkem Pleuralteile von der Seite gesehen.

Der Schluß des Ringes wird ventralwärts durch die beiden Ventralplatten oder Lames pedigères, wie derartige Bauchschilde der Diplopoden von Brandt bezeichnet worden sind, bewirkt. Ein solches Plattenpaar, dessen mittlere Teile miteinander verschmolzen sind, hat ungefähr die Form eines Rechteckes. Der größere Flächenteil derselben wird durch die seitwärts nahe der Medianebene des Körpers eingefügten Basalstücke der Beine eingenommen.

Der Bau eines solchen Körpersegmentes läßt also mit aller Klarheit den pentazonen Typus erkennen.

Die in Doppelsegmenten der meisten Diplopoden vorhandenen Wehrdrüsen fehlen den Polyxeniden und anscheinend den Pselaphognathen überhaupt.

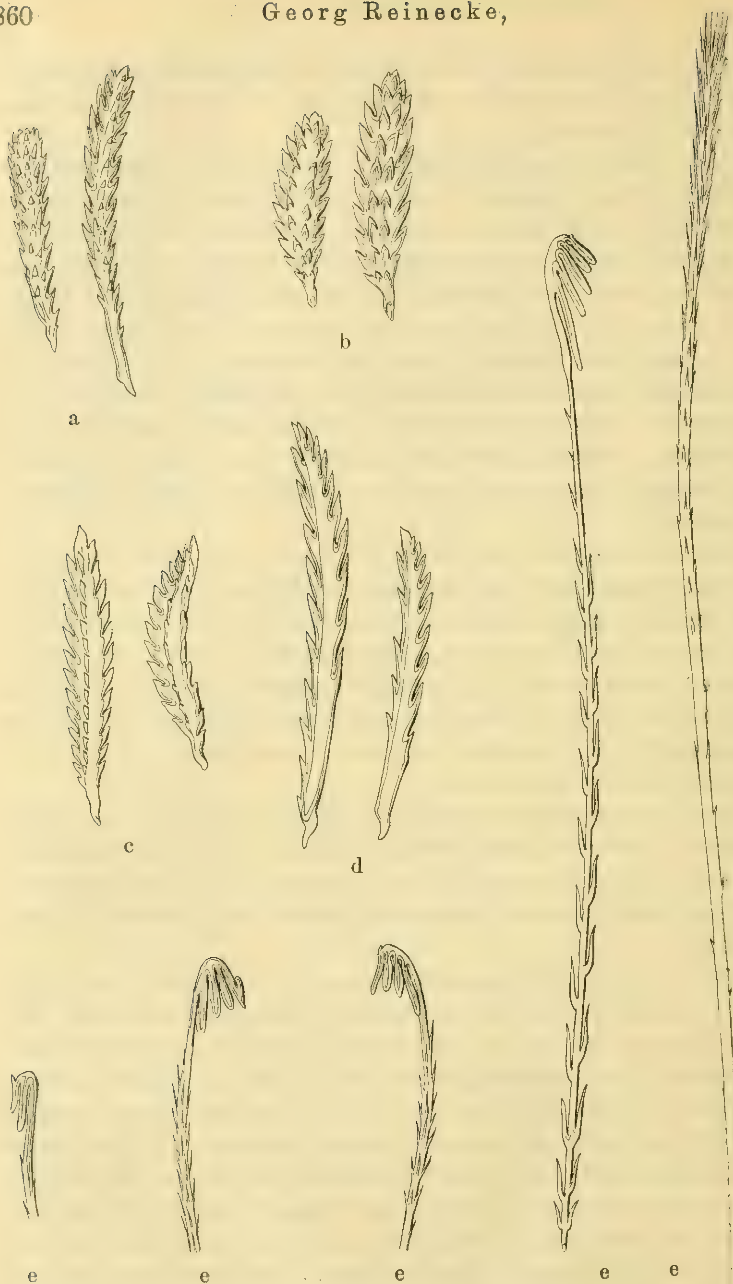
Von dem soeben beschriebenen Schema, nach dem sich das doppelfüßige Zonit aufbaut, weichen die einfachen Körpersegmente ab, welche den Vorder- und Endteil des Tieres ausmachen. Es ist natürlich hier nur eine einzige Ventralplatte vorhanden. Am ersten Segmente des Rumpfes ist der Rückenschild, auch Halsschild genannt, nur sehr kurz und schmal. Die beiden Pleuren sind nahezu verkümmert. Das Seitenbüschel fehlt vollständig. Am zweiten Segmente sieht man die Pleuralteile dafür um so stärker entwickelt; gewissermaßen ersetzen sie teilweise mit den vorgerückten Seitenpolstern die Pleuren des ersten Segmentes. Vom dritten, vierten und neunten Segment ist nichts Besonderes zu sagen.

Das beinlose zehnte und elfte Segment, die den Rumpf abschließen, zeigen auf den zusammengerückten Ventralplatten die zwei großen, nach außen stark hervorgewölbten Analklappen. Letztere umfassen mit ihren ausgezackten Rändern die schlitzförmige Aftermündung. Ursprünglich gehört die Analklappe zum elften Segment, sie ist aber ein wenig nach vorn auf die schmale Ventralplatte des zehnten Segmentes verschoben. Eine Analschuppe ist nicht vorhanden.

Die Pleuralpolster des vorletzten Körperringes sind nach hinten gerichtet. Ihre schlanken Borsten übertreffen an Länge diejenigen der übrigen Seitenbüschel (Textfig. 9 unter d). Mächtig entwickelt sind die beiden terminal gestellten Büschel des schmalen Schlußringes.

Diese beiden Schwanzpinsel setzen sich aus einer unzähligen Menge verschiedenartiger feingezähnter Stacheln zusammen. Das Gros derselben ist an der Spitze mit Widerhäckchen ausgestattet, die sämtlich medianwärts gerichtet sind. Ein kleiner, mehr medial gelegener Teil der Trichome ist am Endteile keulenförmig verdickt und bis zur Spitze mit geraden Dornen besetzt. Die Stachelzone des Rückenschildes wird nur durch ein schwaches Büschel vertreten, das auf einem schnäuzchenförmigen dorsalen Vorsprunge sitzt. Die nach hinten gerichteten Borsten überdecken strahlenförmig beide Endpinsel (Tafelfig. 1 u. 2, Textfig. 9 unter e).

Läßt man auf die Stacheln der Endpinsel einen mechanischen Reiz einwirken, so kann man beobachten, daß das Tier die Büschel sträubt, und zwar immer nach der Richtung hin, von welcher



Textfig. 9. Borsten aus den verschiedenen Körperregionen: a Borsten vom Kopf, b Borsten aus den Rückenbinden, c Borsten aus dem 5. Seitenbüschel, d Borsten aus dem letzten Seitenbüschel, e Borsten aus den Schwanzbüscheln.

der Reiz kommt. Aus diesem Verhalten folgert LATZEL, daß die Schwanzpinsel der Abwehr feindlicher Angriffe dienen. Eine energische Kontraktion der großen terminalen Polster, auf welchen die Stacheln stehen, wird durch starke quergestreifte Muskelfasern ermöglicht (Tafelfig. 16 *mus*). Sowohl in diesen Polstern



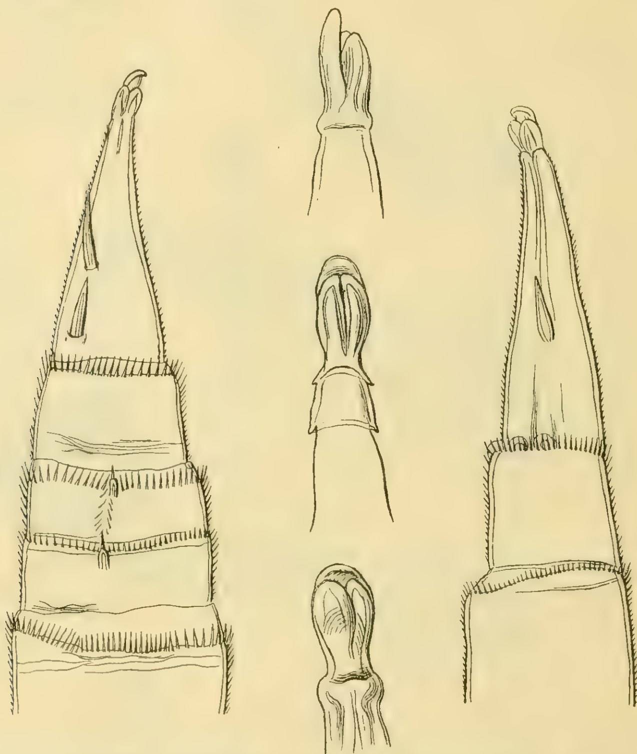
Textfig. 10. Beine des ersten, zweiten und dritten Segmentes von unten gesehen. *v* Vulva. *a* Sinnesborste von den Endgliedern der Beine. *b* Sinnesborste von den höher gelegenen Gliedern der Beine.

wie auch in den Seitenpolstern sind neben Hypodermiszellen Gruppen von Sinneszellen vorhanden.

In welcher Weise sich die Gliedmaßen auf die einzelnen Rumpfsegmente verteilen, wurde schon besprochen.

Das nach vorn gerichtete erste Beinpaar setzt sich aus je 6, das zweite aus je 7 Gliedern zusammen. Alle übrigen Beinpaare sind achtgliedrig (Textfig. 10). Nach BODES Aufzeichnung sollten außer dem ersten, das auf 6 Glieder reduziert ist, sämtliche Bein-

paare aus je 8 Teilstücken bestehen, während Latzel am ersten je 6 und an den übrigen je 7 Glieder zählte. An den breiten Coxen fällt überall eine eigentümliche Endoskelettbildung auf, die zum ersten Male von Verhoeff beschrieben und genauer abgebildet ist. Er bezeichnet diese aus Chitinbögen gebildete Spange als Y-förmiges Stück. Die Textfig. 12—14 lassen ihre Lage und Gestalt erkennen.



Textfig. 11. Endglieder der Beine mit Sinnesborsten und dem Haftapparate.

An den achtgliedrigen Beinen ist der zweite Ring auffallend schmal. Das Endglied zeigt sich an allen Beinpaaren nahezu gleichlang und zugespitzt. Es trägt einen Haftapparat, der sich aus einem unpaaren längeren und einem paarigen kürzeren Läppchen zusammensetzt, wie dies in der Textfig. 11 mit Hilfe stärkster Vergrößerung zur Darstellung gebracht ist.

Außerdem befindet sich (vgl. immer die genannten Abbildungen) etwa auf der Mitte dieses Gliedes ein kleiner, konisch zugespitzter

Dorn. Bei einigen Exemplaren habe ich auch zwei solcher Gebilde gesehen. Weiterhin sind verschiedene Beinringe noch mit Sinnesborsten ausgestattet, deren jede aus einem größeren länglichrunden basalen Teile und daraufsitzender feiner Spitze besteht. Mit je einer Borste, die dann von dem behaarten unteren Rande des Ringes ausgeht, sind das erste, zweite und dritte Glied des ersten Beinpaares sowie das zweite und dritte Glied der übrigen Beine besetzt. Die Coxen des zweiten Beinpaares tragen zwei, bisweilen auch drei solcher Borsten.

Im Anschluß an die Segmentierung will ich auch das Nervensystem kurz abhandeln.

Entsprechend der äußeren Gliederung des Körpers setzt sich das Bauchmark aus einer Kette von Ganglien zusammen, die aber nicht deutlich voneinander abgegrenzt sind. Es endet dicht hinter dem letzten Fußpaare mit einer Anhäufung von Ganglienzellen. Von den Ganglien treten an jedes Beinpaar zwei starke Nerven heran. Mit dem Ganglion des ersten Segments nahezu verschmolzen ist das Unterschlundganglion, von welch' letzterem ein starker Nerv in das Gnathochilarium zieht (Tafelfig. 15 u. 17 *schg*). Auf Querschnitten erscheint das Bauchmark wie bei Scolopendrella deutlich zweiteilig (Tafelfig. 18 *bm*). Es besteht aus zwei längsverlaufenden Fasersträngen, um welche sich ventralwärts und an den Seitenflächen Ganglienzellen gruppieren, während die Dorsalseite frei bleibt.

Einen relativ einfachen Bau zeigen die Oberschlundganglien, welche das sogenannte Gehirn bilden. Die beiden Ganglien sind nur durch eine Rinne getrennt. Sie sind bedeutend stärker entwickelt als die Unterschlundganglien und füllen den größten Teil der Kopfkapsel aus. An dem vorderen Gehirnabschnitt entspringen jederseits zwei stärkere, von Ganglienzellen bedeckte Nerven. Der eine derselben zieht in die Antenne und kann als Olfactorius bezeichnet werden; der andere, zu den Ocellen gehende Hauptnerv, stellt den Opticus dar. Zwischen der Ursprungsstelle der Antennennerven und der Durchtrittsstelle des Oesophagus bleibt zwischen beiden Gehirnhälften eine Lücke (Tafelfig. 19). Hierin stimmt das Gehirn von Polyxenus mit demjenigen der Pauropoden überein. Eine weitere Fissur, durch welche Muskelbündel verlaufen, findet sich im vorderen Teile des Gehirns (Tafelfig. 20). Diese Muskeln werden später bei Besprechung des Vorderdarms noch besonders erwähnt. Das Gehirn ist mit den Unterschlundganglien durch lange Kommissuren verbunden. Die Fasermasse des Gehirns ist allseitig von Ganglienzellen umgeben.

III. Ueber das Vorkommen und die Lebensweise von Polyxenus lagurus.

Da sich in der neueren Diplopodenliteratur und besonders in den Handbüchern der Zoologie nur spärliche Angaben über die Biologie der Pselaphognathen und speziell der Polyxeniden vorfinden, so hielt ich es für angebracht, die hier und da in den Zeitschriften veröffentlichten Beobachtungen früherer Forscher zu vergleichen und nachzuprüfen, obgleich die vorliegende Arbeit in erster Linie der anatomischen Untersuchung gewidmet ist.

Meine eigenen Beobachtungen ergänzen die in der Literatur vorliegenden Angaben. Es kommen hier vornehmlich die Arbeiten von Gervais 1847, Fabre 1855, Bode 1878, vom Rath 1890/91 und einige Notizen von Verhoeff in Betracht.

Die geringe Körpergröße sowie die versteckte Lebensweise dieses „Myriapode en miniature", wie Fabre ihn nennt, lassen es wohl erklärlich erscheinen, daß der zierliche Diplopode selten beobachtet wird. Da die Beschaffung des Materials meist mit Schwierigkeiten verknüpft ist, und die zarten Tierchen in der Gefangenschaft nicht gut aushalten, sind wir über die Lebensweise nur unvollständig unterrichtet.

Polyxenus lagurus findet sich nach Gervais' Angaben unter Steinen, Baumrinden etc. Die von Bode untersuchten Exemplare stammten aus der Dölauer Heide unweit Halle a/S., wo sie nach seinen Angaben an einzelnen Stellen in großer Anzahl vorkommen. Meist saßen sie unter trockenen, im Kiefernwalde verstreut liegenden Steinen in kleinen Gruppen beieinander.

Otto vom Rath hat den Polyxenus in Baden und im Elsaß außer unter Steinen und im Moos auch unter der Rinde mancher Bäume, beispielsweise der Pappel, Eiche und Walnuß angetroffen. Zahlreich und in größeren Gesellschaften beisammen fand er die Tierchen bei Straßburg (Elsaß) in der Orangerie an Platanenbäumen zu allen Jahreszeiten mit Ausnahme der Wintermonate.

Auch auf beträchtlich hoch gelegenen Plätzen fehlt Polyxenus nicht. So teilt mir Verhoeff mit, daß er in Sachsen auf einer Höhe von 700 m am Geisingberge unter Steinen die Tiere antraf.

Der Fundort des Materials, welches zu meinen Untersuchungen diente, die Parkanlagen des Schlosses Hummelshain bei Kahla, liegt 365 m über dem Meeresspiegel. Meine Bemühungen, den Polyxenus an anderen Orten, so z. B. in der nächsten Umgebung

von Jena und Stuttgart, in verschiedenen Gegenden der Provinz Sachsen und in Mecklenburg zu sammeln, blieben erfolglos.

Als Haupterfordernis für das Leben dieses zarten Myriapoden gilt ein gewisser Feuchtigkeitsgehalt der Luft und besonders des Substrates, auf dem die Tierchen leben. Man findet daher in den heißen Sommertagen an Stellen, wo sie sonst in größerer Menge aufzutreten pflegen, nur wenige Exemplare. Die günstigste Zeit des Sammelns ist also der Herbst und auch das Frühjahr. Ich habe aber auch die Beobachtung machen können, daß selbst während der Winterszeit trotz starken Frostes und Schneetreibens die Polyxeniden unter der Rinde von Platanen und Kastanien aushielten. Die Tierchen saßen dann halb erstarrt in kleineren Gruppen unter der dickeren Borke beisammen. Beim Berühren mit einer spitzen Lanzette sträubten sie aber die Endpinsel und eilten davon.

Daß die Polyxeniden infolge Austrocknung schnell absterben, darauf hat Bode bereits aufmerksam gemacht. Dieser Autor versuchte eine größere Anzahl der Tierchen in Gefangenschaft zu halten. Er konnte dies nur dadurch erreichen, daß er zwischen Deckel und oberem Rande des Glasgefäßes ein Blatt Filtrierpapier einschaltete, um durch dessen zeitweilige Befeuchtung die Insassen des Glases vor dem Vertrocknen zu schützen. Diese Vorrichtung ermöglichte weiterhin eine Luftkommunikation. Aber die Methode hat insofern eine Schattenseite, als infolge der ungenügenden Ventilation in der feuchten Glaskammer bald starke Schimmelpilzbildung auftritt, die dann den Tieren gefährlich werden kann. Da Polyxenus durch den eigentümlichen Haftapparat seiner Füße in den Stand gesetzt ist, an senkrechten Glaswänden und der Decke des Glasbehälters hinzulaufen, so ist man eben genötigt, ihn in festverschlossenen Gefäßen aufzubewahren.

Die ersten Exemplare, die ich Anfang Mai 1909 sammelte und zuhause in einem trockenen Glasgefäße unterbrachte, das einige Stückchen Platanenborke enthielt, lagen bereits am nächsten Morgen tot und nahezu ausgetrocknet am Boden des Glases. Sie waren versehentlich der Morgensonne ausgesetzt gewesen.

In der Folge ist es mir dann auf folgende Weise gelungen, die Tierchen wochen- und monatelang lebend zu erhalten: In Petrischälchen, wie solche für bakteriologische Untersuchungen benutzt werden, ließ ich die Seitenwandung der einen Schalenhälfte an zwei Stellen durchbohren und verschloß dann die etwa 8—10 mm großen Oeffnungen vermittels Wattestopfen. Außerdem

wurde in der bereits von Bode angegebenen Weise ein Blättchen Filtrierpapier, das ich von Zeit zu Zeit anfeuchtete, am Deckel befestigt. Durch diese Vorrichtungen konnte erreicht werden, daß nunmehr durch genügenden Luftzutritt die Schimmelpilzbildung unterdrückt wurde, und trotzdem die in der Schale befindliche Luft die nötige Wassermenge erhielt.

Die Ritzen der eingebrachten Platanenborke, welch' letztere alle 4—5 Wochen erneuert wurde, benutzten die Gefangenen als willkommenen Schlupfwinkel, und hierin vollzog sich auch der Häutungsprozeß. Vorteilhaft ist es außerdem noch, den Boden des Glasbehälters mit nicht zu nassem Sande oder Moos zu bedecken. Allzu feuchter Sand wirkt insofern schädigend, als die feinen Körnchen leicht an den Borsten haften bleiben.

Interessant dürfte noch sein, daß frische und kräftige Exemplare, die 7 Tage lang auf reinem Leitungswasser, welches eine Temperatur von 16,5° C hatte, aufbewahrt wurden, noch vollständig lebensfähig waren. Versuche, das Tierchen unbeschädigt unter Wasser zu bringen, gelangen mir nicht. Das Borstenkleid verhindert ein Untersinken.

Die Nahrung der Polyxeniden besteht, wie dies auch für die Polydesmiden und andere Diplopoden gilt, nach meinen Beobachtungen aus Holzteilen und anderen Vegetabilien. In keinem Falle konnte ich im Darme Reste von animalischer Kost (Chitin etc.), weder in frischen Zupfpräparaten noch in Schnitten nachweisen. Aus diesem Grunde erscheinen mir auch die Angaben, daß Polyxenus die Reblaus emsig aufsuchen und vertilgen soll, zum mindesten zweifelhaft. Der zufällige Fund von Polyxenus lagurus an phylloxerakranken Weinstöcken beweist noch nicht viel.

Latzel hält den Polyxenus für einen Feind der Reblaus und schreibt: „Er ist somit ein landwirtschaftlich sehr wichtiges Tier und als solches aus den Wäldern, wo er stellenweise massenhaft beisammen lebt, in die Weinberge zu verpflanzen, wenn er nicht ohnedies schon dort wohnt.“ Diese Voraussetzung scheint mir aber allzu optimistisch zu sein, da einwandfreie Beobachtungen meines Wissens nicht vorliegen, und experimentelle Untersuchungen hierüber noch nicht ausgeführt worden sind. Es ist außerdem auffällig, daß seit den letzten 25 Jahren eine Bestätigung der Angaben von kompetenter Seite nicht stattgefunden hat.

Während die Mehrzahl der Diplopoden besondere Abwehrmittel in den sogenannten Wehrdrüsen besitzen, deren scharfes und übelriechendes Sekret durch die Saftlöcher nach außen entleert

wird, entbehren die Polyxeniden und mit ihnen wohl die Pselaphognathen überhaupt dieser Verteidigungsvorrichtungen. Ich habe mich auf einer großen Anzahl guter Schnittserien davon überzeugen können, daß diese sackförmigen Hautdrüsen und die Saftlöcher (Foramina repugnatoria) vollständig fehlen.

Als Ersatz hierfür können mit größter Wahrscheinlichkeit die Stacheln des Körpers angesehen werden, welche die Tierchen naturgemäß gegen äußere Feinde schützen. Besonders geeignete Schuzapparate müssen dabei die Stacheln der Seiten- und Schwanzbüschel sein. Die Polster derselben können durch kräftige Muskeln nach verschiedenen Richtungen bewegt werden. Im übrigen sind die Tierchen sonst schon durch ihre Kleinheit, die versteckte Lebensweise, die sie als Rindentiere führen, und durch eine der braunen Innenfläche der Baumrinde sich anpassende Schutzfärbung vor Nachstellungen geschützt.

Bode glaubt, daß Gamasiden und kleine Dipterenlarven dem Polyxenus gefährlich sein könnten. Da auf Polydesmiden durch vom Rath und Effenberger Milben nachgewiesen sind, habe ich an meinen Untersuchungsobjekten eifrig nach solchen Ektoparasiten gefahndet, jedoch ohne Erfolg.

Gar häufig konnte ich beim Sammeln unser Tierchen an den Platanen gemeinsam mit Pseudoskorpionen, den verschiedensten Spinnen und kleinen Käfern antreffen. Wurden diese Mitbewohner der Platanen zusammen mit den Polyxeniden in Gefangenschaft gehalten, so war in keinem Falle zu beobachten, daß sie sich gegenseitig irgendwelchen Schaden zufügten. Auch anderweitig gesammelte Spinnenarten nahmen keine Notiz von ihren Mitbewohnern.

vom Rath hatte bei seinen Experimenten, die er mit Spinnen anstellte, mehr Glück. Er sagt hierüber folgendes: „In ein Glasgefäß, in welchem ich eine große Anzahl von Polyxeniden hielt, war durch einen unglücklichen Zufall mit einem Stückchen Platanenborke unbemerkt eine Spinne mit hineingeraten, und konnte ich nur das betrübende Faktum konstatieren, daß in wenigen Stunden fast alle diese vermittelst eines Pinsels mit vieler Mühe gesammelten Tierchen von der Spinne verzehrt waren. Alle übrigen Diplopoden wurden dagegen auch von hungernden Spinnen unberührt gelassen.“

Von größeren Tieren könnten meiner Ansicht nach als Feinde in erster Linie Vögel, und zwar Spechte, Baumläufer und Meisen

in Betracht kommen. Es liegen aber hierüber genauere Beobachtungen noch nicht vor.

Ein sehr häufiger, man könnte sagen fast konstanter Befund sind Gregarinen, die ihren Sitz im Mitteldarm haben und dort teils frei, teils im Epithel der Darmwand verankert sich vorfinden. Zuweilen ist der Darm nahezu vollgepfropft mit diesen Schmarotzern. Besonders zahlreich treten sie während der Sommermonate auf, wohingegen im Spätherbst und Winter die Parasiten nur vereinzelt oder überhaupt nicht nachzuweisen waren. Auf Schnitten konnte ich feststellen, daß das Protoplasma der den Gregarinen zugekehrten Darmepithelien teilweise zerstört war und im Gegensatz zu den im normalen Zustande auffällig großen und sekretreichen Zellen stellenweise nur als schmaler Saum die Darmwand bekleidete. — Bode fand in einem Falle einen kleinen Nematoden im Inneren des Tieres vor.

Unsere Kenntnisse über die Fortpflanzungserscheinungen der Polyxeniden sind zurzeit zum Teil noch sehr lückenhaft. Es hat noch niemand Pärchen gesehen, die sich in der Kopulation befanden. Auffällig ist außerdem der Umstand, daß deutsche Forscher wie Bode und vom Rath, denen immerhin zahlreiche Exemplare für ihre Untersuchungen zur Verfügung standen, kein einziges Männchen entdecken konnten. Auch mir ist es bisher nicht gelungen, unter Tausenden von gesammelten Tieren auch nur ein Männchen ausfindig zu machen. Auf die von anderen Autoren gemachten Angaben werde ich gelegentlich der Besprechung der Geschlechtsorgane noch zurückkommen.

Die Eiablage scheint nach Bodes Beobachtung im Frühjahr zu erfolgen. Er teilt in seiner Arbeit folgenden interessanten Befund mit: „Während der Monate April und Mai hielten äußere Umstände mich von Halle fern. Bei der Rückkunft fand ich auf dem Boden des Gefäßes, in dem ich eine Anzahl Polyxenus aufbewahrt hatte, kleine weiße Klümpchen, deren jedes sich als ein Ballen von 10—20 Eiern erwies. Dieselben waren von den locker verwebten feinen Haaren der Endpinsel umgeben, welche den Einbohrungsversuchen kleiner Acarinen einen erfolgreichen Widerstand entgegensetzten. Dies war indessen alles, was ich beobachten konnte, da die Eier, wohl aus Mangel an Feuchtigkeit, bereits zugrunde gegangen waren."

Der gesamte Eivorrat wird dabei wohl auf einmal abgelegt, da man im Ovarium auf Schnittserien kaum mehr als die angegebene Anzahl reifer Eier vorfindet. Ich glaube aber auch, daß

in den Herbstmonaten eine Eiablage erfolgt, wenigstens schließe ich das aus dem Vorhandensein völlig ausgereifter Eier im Ovarium zu dieser Zeit und dem plötzlichen Auftreten zahlreicher grauweiß gefärbter Larven, die nur 3 Beinpaare besitzen, wie ich dies Anfang Oktober beobachten konnte.

Ein Nestbau erfolgt anscheinend nicht, da die Eier wohl hinreichend durch die den Ballen umgebenden zackigen Endpinselhaare geschützt sind.

In besonderen Behältern, die einen verhältnismäßig großen Raum im zweiten Segment einnehmen, und von welchen ein Gang, dem sich später der Ovidukt anschließt, in die Vulven führt, fand ich stets ein Sekret vor, welches wahrscheinlich bei seiner Entleerung die Verklebung der Eier und Haare untereinander bewirken soll. Diese paarigen Bläschen sind von Fabre und Heathcote als Receptacula seminis angesprochen worden. Ich konnte aber zu keiner Jahreszeit Spermatozoen in denselben nachweisen (vgl. p. 891, in Dissertation p. 47).

Der postembryonale Entwickelungsgang von Polyxenus lagurus ist bereits von de Geer, Fabre, Bode, Latzel und vom Rath genauer verfolgt und beschrieben worden. Mir selbst standen die einzelnen Entwickelungsstadien in hinreichender Menge zur Verfügung. Der Kürze halber will ich in einer tabellarischen Uebersicht (Tab. I) die Verhältnisse der äußeren Gliederung bei den einzelnen Stufen zur Veranschaulichung bringen.

Tabelle I.

Stadium	Körperlänge mm	Körperbreite mm	Anzahl der Segmente	Anzahl der Seitenbündelpaare	Ansahl der Beinpaare	Anzahl der Ocellen	Gliederung der Antennen	Vulven
1	0,9	0,3	5	3	3	5	5-gliedrig	
2	1,0	0,3	5	3	4	5	5 „	
3	1,2	0,32	6	4	5	5	7 „	
4	1,3	0,4	7	5	6	5	7 „	
5	1,6	0,6	8	6	8	6	8 „	
6	1,8	0,7	9	7	10	6	8 „	entwickelt
7	2,3	1,1	10	8	12	6	8 „	„
8	2,8	1,2	11	9	13	6	8 „	„

Die Verteilung der Beinpaare auf die einzelnen Körpersegmente bei den verschiedenen Stadien kann man mit voller Klarheit aus

der Tabelle II ersehen. Diese ist mit Hilfe von Formeln zusammengestellt, wie sie FABRE bei der Darstellung des Entwickelungsganges von Polydesmus zuerst benutzt hat. Die Segmentgruppe des Kopfes ist dabei unberücksichtigt geblieben. A bezeichnet das fußlose Analsegment. Jede vertikale Reihe bedeutet ein Segment, jede horizontale Reihe zeigt die Beine der Segmente eines Stadiums.

Tabelle II.

Stadium	Zahl des Segmentes										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
1	1	1	1	0	A						
2	1	1	1	1	A						
3	1	1	1	1	1	A					
4	1	1	1	1	2	0	A				
5	1	1	1	1	2	2	0	A			
6	1	1	1	1	2	2	2	0	A		
7	1	1	1	1	2	2	2	2	0	A	
8	1	1	1	1	2	2	2	2	1	0	A

Die bei der jedesmaligen Häutung neugebildeten Körperringe schieben sich stets zwischen dem vorletzten und dem Analsegment ein. Bei dem Stadium 1 kann man 5 deutliche Ocellen erkennen, nicht 4, wie VOM RATH angibt. Die in der Nähe der letzteren befindlichen 3 Sinnesorgane, die Lippentaster, die 4 Sinneskegel auf der Antenne sowie die Beinanfänge sind schon vollständig entwickelt. Die Beborstung ist im Verhältnis zum ausgewachsenen Tiere noch recht schwach. Auffallend groß ist, wie die Tafelfig. 3 u. 4 zeigen, der Kopf. Ein diplopodes Segment tritt zum ersten Male bei Stadium 4 auf. Entgegen einer Angabe BODES, wonach die Vulven im Stadium 5 bereits entwickelt sein sollen, konnte ich diese Organe erst beim Stadium 6 auffinden. Ein vollständig entwickeltes Ovarium mit ausgereiften Eiern traf ich auf den Schnitten bei Stadium 7 an. Der Häutungsvorgang ist bereits von BODE ausführlich beschrieben worden, so daß auf dessen Arbeit verwiesen werden kann.

IV. Das Respirationssystem.

Die Anordnung des Tracheensystems entspricht der äußeren Gliederung des Tieres, insbesondere der Stellung der Beinpaare. Ich werde zunächst eine Beschreibung der Tracheentasche geben

und sodann im folgenden Unterabschnitt den Verlauf der Tracheen im Körper verfolgen.

Die Tracheentaschen und der Ursprung der Tracheen.

Bekanntlich entspringen die Tracheen bei fast allen Gattungen der Diplopoden nicht, wie dies bei den Insekten der Fall ist, direkt von der Körperoberfläche, sondern aus Einstülpungen der äußeren Haut, die mit Chitin ausgekleidet sind, den Tracheen- oder Stigmentaschen. Sie dienen auch den zu den Beinen ziehenden Muskeln zur Insertion.

Kommen nun bei den Polyxeniden derartige Tracheentaschen vor? Diese Frage ist bis jetzt nicht entschieden, da meines Wissens noch niemand mit Hilfe von Schnittserien einwandfrei den Nachweis derselben erbracht hat. Bode, der in seiner Dissertation eine zusammenhängende Darstellung des Tracheensystems von Polyxenus lagurus gegeben hat, sagt bei Beschreibung des Tracheeneinganges folgendes: „Die einzelnen Stämme schließen in ihrer Anzahl sich daher genau der Gliederung des Tieres an, und zwar der der Ventralseite, so daß stets ebensoviel Tracheenstämme wie Fußpaare vorhanden sind. Vor jedem der letzteren findet sich eine feine durchbohrte Siebplatte, durch deren Oeffnungen der innere Luftraum mit der Atmosphäre kommuniziert.“

„Die von außen eintretende Luft strömt jedoch nicht unmittelbar in den Stamm des Tracheenbäumchens, sondern zunächst in einen Hohlraum, der von membranösen Häuten umschlossen wird. Derselbe erstreckt sich bis zum Acetabulum hin und sendet an dessen hinterem Rande einen Kanal entlang, der unweit der Mittellinie des Tieres blind endet. Am weitesten ist das Lumen dieses Vorraumes in der Gegend der Siebplatten, und dort ist es auch, wo der Haupttracheenstamm entspringt, um dann nach hinten und innen in den Körper hinein zu verlaufen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die durch die Bewegung der Fußpaare bewirkte Volumveränderung dieser Hälfte die Kommunikation der Luft erleichtert und die Schnelligkeit des Austausches steigert.“

Später sind die Tracheen von Verhoeff wieder untersucht und kurz beschrieben worden. Dieser Autor gibt Bode insofern recht, als er ebenfalls die sogenannte „Siebplatte“, deren feine, runde Löcher in 3 bis 4 ziemlich regelmäßigen Reihen stehen, für das Stigma hält. In seinen „Notizen über Polyxenus lagurus“ heißt es dann weiter: „Das Anfangsrohr, welches von Bode sehr unzutreffend als ‚ein Hohlraum, umschlossen von membranösen

Häuten', bezeichnet wurde, endet unweit der Mittellinie des Tieres blind. In der Mitte entspringen nach oben die beiden Haupttracheen, deren eine sich bald wieder gabelt."

Auf Grund seiner Untersuchungen kommt er zu folgenden Schlußfolgerungen:

„Die Frage, ob das Anfangsrohr als Tracheentasche bezeichnet werden kann, muß ich verneinen, weil ich

1) gefunden habe, daß das Y-förmige Stück[1]) vom Anfangsrohr ganz getrennt ist und diejenige Rolle spielt, welche bei Chilognathen die Tracheentaschen mitspielen, nämlich Ansatzstellen für die basalen Beinmuskeln abzugeben, wobei ich bemerke, daß ich die betreffenden Muskeln deutlich beobachtet habe;

2) an das Anfangsrohr keine Muskeln gehen;

3) seine Struktur dieselbe ist wie bei den Tracheen, d. h. es fehlt überhaupt eine besondere Struktur."

Das Anfangsrohr wird von Verhoeff also nicht als Tracheentasche anerkannt. Diese Auffassung ist, wie wir gleich sehen werden, eine irrige, denn es sind tatsächlich typische Tracheentaschen vorhanden. Weiterhin homologisiert er die den Pselaphognathen eigentümlichen endoskelettalen Bildungen, die wohl mit mehr Recht als Streben zur Versteifung in dem dünnen Chitinskelett angesehen werden können, mit den Tracheentaschen der Chilognathen. Gleichfalls kann ich mich der von Bode und Verhoeff vertretenen Ansicht, wonach die erwähnte „Siebplatte" als Stigma aufzufassen sei, nicht anschließen.

Die Tracheentaschen sind von mir sowohl an der Hand zahlreicher guter Schnittserien als auch an mazerierten und in Kalilauge ausgekochten Tieren untersucht worden. Die Resultate, welche ich mit Hilfe beider Methoden erhielt, wurden zur Kontrolle verglichen. Das Ergebnis war folgendes:

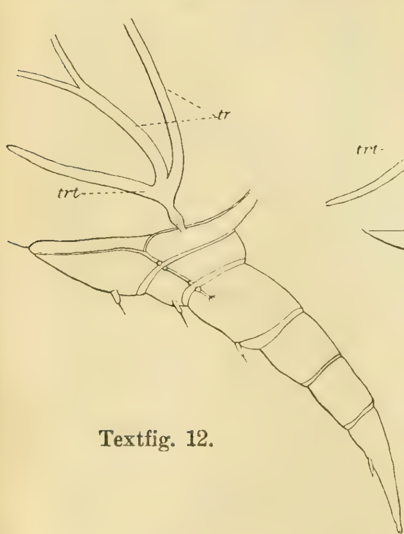
Das äußerst feine, runde Stigma liegt in einer Falte am lateralen Endoskelettbogen. Es führt in die zunächst enge, dann allmählich sich erweiternde Tracheentasche, deren sich verjüngender Endteil entweder geschlossen ist oder in einen zarten Tracheenfaden ausläuft. Das Innere dieser röhrenförmigen Tasche ist mit kleinen Chitinzähnchen besetzt.

Wie die Tafelfig. 17 und 21 *(trt)* zeigen, präsentiert sich das Rohr auf Quer- und Längsschnitten als ein verhältnismäßig kräftiger,

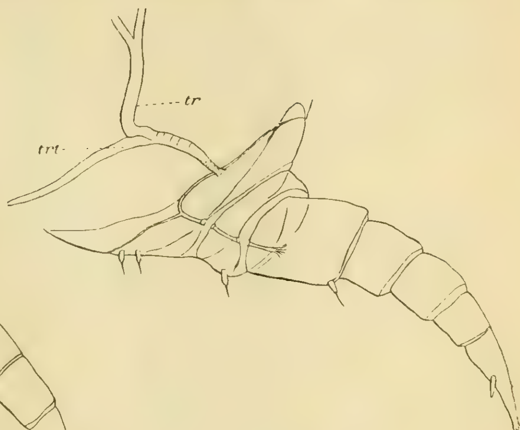
---

1) Verhoeff meint hiermit die Endoskelettbögen des ersten Beingliedes.

strukturloser Chitinring, an den sich die zu den Beinen ziehenden Muskeln mittelst eines sehnigen Gebildes inserieren. Letzteres umfaßt streckenweise, besonders in seinem Anfangs- und Endteile



Textfig. 12.

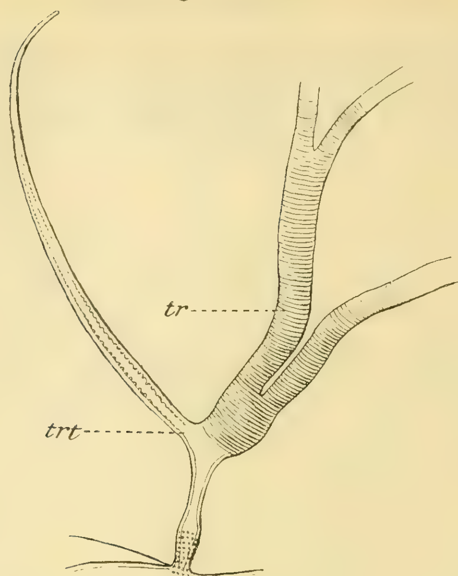


Textfig. 13.

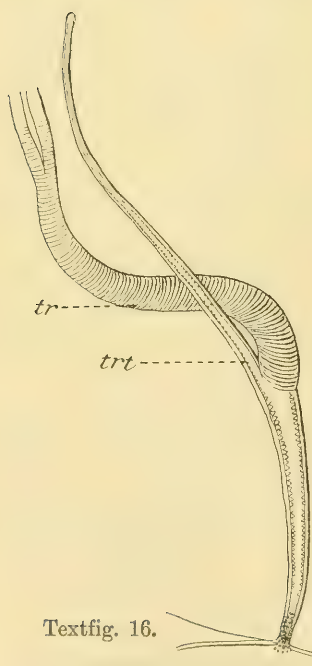


Textfig. 14.

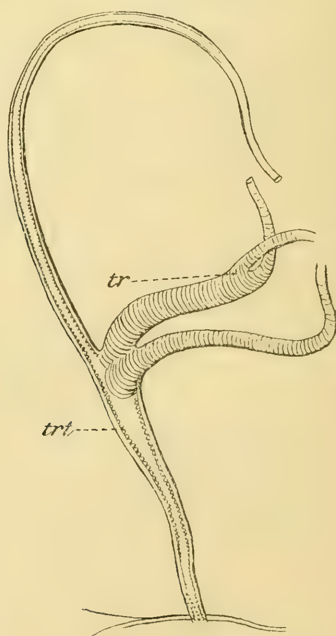
Textfig. 12. Bein des ersten Körpersegmentes mit Tracheentaschen *(trt)* und Tracheen *(tr)*.
Textfig. 13. Bein vom zweiten Körpersegment.
Textfig. 14. Bein vom dritten Körpersegment.



Textfig. 15.



Textfig. 16.



Textfig. 17.

Textfig. 15, 16 und 17. Tracheentaschen und die Ursprungsstellen der Tracheen im ersten, zweiten und dritten Körpersegment.

nahezu das Chitinrohr. Nach seinem Verhalten zu Farbstoffen scheint es dem Chitin nahezustehen, wird aber durch Kalilauge zerstört. Das Lumen der Tracheentasche ist anfangs rund, nimmt aber dann nach der Mitte und dem Ende zu eine mehr oder weniger ovale Form an. In dem Endabschnitte erscheint demgemäß das Chitinrohr an Mazerationspräparaten ein wenig zusammengedrückt. Auf der Oberfläche befindliche seichte Vertiefungen und schwache Leisten bieten der erwähnten Sehnenmasse geeignete Insertionsflächen.

Dicht oberhalb der Eingangsöffnung ist die Tasche mit Wärzchen besetzt, die in parallel verlaufenden Reihen ziemlich regelmäßig derart angeordnet sind, daß immer 4—5 derselben nebeneinander zu liegen kommen. Diese Parallelreihen reichen ein kleines Stück nach unten (Textfig. 12—14), über den lateralen Endoskelettbogen noch hinaus. Solche Wärzchen sind, wenn auch zumeist nicht so stark entwickelt, gleichfalls über andere Stellen der Chitindecke verstreut. Diese Gebilde werden von Bode und Verhoeff für Poren der sogenannten Siebplatte gehalten. Auffallend ist allerdings, daß sie gerade in der Stigmengegend eine so deutliche Entwickelung zeigen.

Die Tracheentaschen gehen von der Eingangsöffnung in schiefer Richtung im Bogen nach hinten und medianwärts. Während die Taschen des ersten und zweiten Beinpaares blind enden, laufen die übrigen in eine feine, gewundene Trachee aus.

Was nun die Abgangsstellen der Tracheen betrifft, so ist zunächst zu erwähnen, daß, abgesehen vom zweiten Segment, jeweils zwei weitlumige Tracheenstämme nahe beieinander von der Tracheentasche entspringen. Die gänzlich zusammengerückten Ursprungsstellen der Tracheen des ersten Segmentes sind im unteren Drittel der Tasche, diejenigen der Tracheen der übrigen Segmente etwa im mittleren Drittel der Tracheentasche zu suchen (Textfig. 15 bis 17 *tr* u. *trt*).

Wir haben gesehen, daß die Tracheentasche bei Polyxenus ein einfaches Chitinrohr darstellt, das jeglicher Struktur entbehrt, wie solche den Tracheen eigen ist. In Anbetracht der Dicke der Wandung wird man derselben keine respiratorische Tätigkeit zuschreiben können. Wie auch Effenberger für Polydesmus angibt, ist die Chitinwand der Tracheentasche für eine Diffusion von Gasen sicherlich zu stark.

Was den histologischen Bau der Tracheen anbetrifft, sei bemerkt, daß man in gutgefärbten Schnittpräparaten sehr schön

die feinere Struktur wahrnehmen kann. Die Wand weist flache Kerne auf, welche dem Röhrchen eng anliegen. Der zu den Matrixzellen gehörige Zellkörper ist allerdings nicht deutlich zu erkennen. Das Tracheenrohr ist in seinem Innern mit einer feinen chitinigen Auskleidung versehen, welche mit voller Deutlichkeit einen Spiralfaden erkennen läßt.

Verlauf der Tracheen.

Ueber die Verteilung und den Verlauf der Tracheen im Körper hat Bode im Jahre 1877 eine kurze Beschreibung nebst schematischer Abbildung gegeben. Seine Angaben stimmen jedoch in verschiedenen Punkten nicht mit meinen Befunden überein. Er unterscheidet an einem Tracheenabschnitt im ganzen 3 Hauptteile: den lateralen, den medianen und den rücklaufenden Ast, die sich dann im weiteren Verlaufe dichotomisch bis zu den feinsten Fäden verzweigen. Von dieser Anordnung, die bei der Mehrzahl der Segmente die Regel sei, sollen sich nur in dem ersten und den drei letzten Segmenten Abweichungen vorfinden. Von dem ersten Tracheenpaare halte der laterale Ast annähernd die normale Richtung inne, während die beiden anderen Aeste das Luftkanalsystem des Kopfes bilden. Bei den letzten 3 Tracheenpaaren solle allein der laterale Ast ein abweichendes Verhalten zeigen.

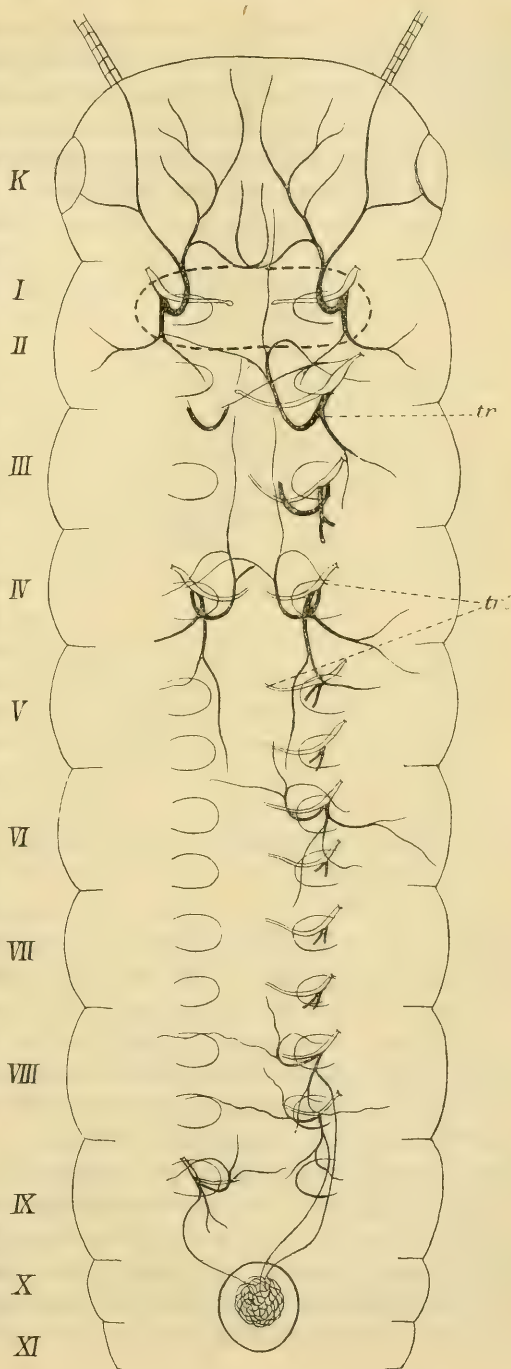
Man erkennt aus diesen Angaben, daß Bode die Tracheentaschen nicht als solche anerkannt hat, sondern sie als medianen Tracheenast bezeichnet.

Abgesehen davon, daß die Verteilung der kleinen Tracheenausläufer hier und da variiert, läßt im allgemeinen die Art der dichotomischen Verzweigung ein bestimmtes Grundschema erkennen, auf welches im großen und ganzen die Tracheensysteme der einzelnen Segmente zurückgeführt werden können. Nur das zweite Segment macht eine Ausnahme.

Wir wollen zunächst die Tracheen der doppelfüßigen Segmente einmal genauer betrachten (vgl. Textfig. 14 und 17 und immer das in Textfig. 18 gegebene Schema). Von den beiden Haupttracheenstämmen, deren Ursprungsstellen nahe bei einander liegen, führt der mediale Stamm in kurzem Bogen ventralwärts nach vorn und gabelt sich dann mit ziemlicher Regelmäßigkeit. Sein schwächerer innerer Ast geht, indem er die Richtung auf das gegenüberliegende Bein einschlägt, in die entgegengesetzte Körperseite. Verfolgen wir den etwas stärkeren äußeren Ast, so läßt sich feststellen, daß er sich nochmals teilt, und zwar entfernt

sich der eine lateralwärts ziehende Zweig in einem seichten Bogen von der Körpermitte, die Richtung auf das zur gleichen Segmenthälfte gehörige Bein nehmend, während der andere Zweig parallel der Medianebene kopfwärts bis in das vorhergehende Segment zieht.

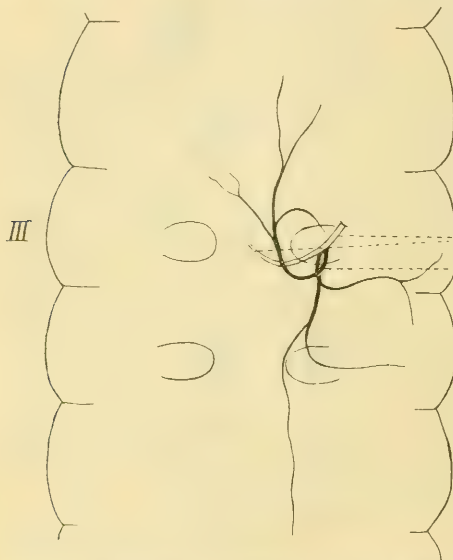
Der aus der Tracheentasche entspringende, lateral gelegene Haupttracheenstamm gabelt sich nach kurzem Verlaufe ebenfalls in einen inneren und äußeren Ast, die sich ihrerseits wieder teilen. Die feineren Zweige versorgen größtenteils den Darm, den Fettkörper und die Muskulatur. Ein lateraler Zweig des inneren Astes geht immer in das folgende, d. h. das kaudalwärts befindliche Bein derselben Körperhälfte. Im Bereiche der letzten 3 Beinpaare läuft der laterale Seiten-



Textfig. 18. Schematische Darstellung des Tracheensystems von Polyxenus. *I* bis *XI* erstes bis elftes Körpersegment. *trt* Tracheentaschen, *tr* Tracheen.

ast, ohne sich weiter zu verzweigen, direkt nach hinten in die Analklappe, woselbst die Ausläufer dieser 3 letzten Tracheenpaare, wie Bode treffend sagt, ein unentwirrbares Geflecht bilden. — Entsprechend den sich nach dem Körperende zu verjüngenden Segmenten nehmen auch die Tracheen mehr und mehr an Stärke ab.

Was die Verteilung der Tracheen in den ersten Segmenten anbetrifft, sei hervorgehoben, daß die Tracheen des ersten und des zweiten Beinpaares erhebliche Abweichungen zeigen. Die Tracheensysteme des dritten und vierten Körpersegmentes zeichnen sich, abgesehen von geringfügigen Abweichungen, die hinsichtlich der feineren Verzweigung auftreten, vor denen der doppelfüßigen Segmente schon durch ihre beträchtliche Größe aus.



Zu Textfig. 18. Verzweigung der Tracheen im dritten Segment.

Das Tracheenpaar des ersten Segmentes versorgt, wie schon erwähnt, den Kopf, das erste und außerdem einen Teil des zweiten Segmentes. Die beiden mächtig entwickelten Tracheenstämme nehmen, wie dies die Textfig. 12 und 15 zeigen, ihren Ursprung am unteren Teile der gemeinsamen Tracheentasche. Der mediale Stamm, der im Vergleich zu dem lateralen bei weitem stärker entwickelt ist, wendet sich in einem kurzen Bogen nach vorn und verzweigt sich der Hauptsache nach in der Kopfgegend; er läßt eine merkwürdige Dichotomie erkennen. Sein Hauptgabelpunkt liegt noch in der Gegend des ersten Segmentes. Der stärkere innere Ast schickt zunächst einen Zweig in die gegenüberliegende Kopfseite, welcher sich mit dem korrespondierenden Zweige jener Seite ventral kreuzt. Ein wenig weiter nach vorn geht aus dem in Rede stehenden Ast noch ein lateraler Zweig hervor, und schließlich teilt er sich noch weiterhin gabelig.

Der äußere Ast des medialen Tracheenstammes ist schwächer und nicht so stark verzweigt. Ein feiner Zweig zieht in die Antenne. — Ueber den lateralen Tracheenstamm läßt sich nur sagen, daß er steiler gestellt ist als in den übrigen Systemen, und daß sein Gabelpunkt weiter hinausgerückt erscheint. Seine Aeste und Zweige versorgen das erste und einen Teil des zweiten Körpersegmentes.

Es bleibt nun noch die Beschreibung der von den Tracheentaschen des zweiten Beinpaares entspringenden Tracheen übrig. Wohl mit Rücksicht auf die starke Entwickelung der Vulven ist hier der eine Haupttracheenstamm völlig geschwunden und wird funktionell durch Aeste der Tracheen des ersten Segmentes ersetzt. Es geht also von der Tasche nur eine einzige starke Trachee aus, die eine ähnliche Lage hat wie der laterale Haupttracheenstamm der anderen Segmente (Textfig. 13 und 16). Ihr innerer verhältnismäßig starker Ast zieht aber in einem Bogen nach vorn und verzweigt sich in ähnlicher Weise wie der mediale Tracheenstamm der folgenden Segmente. Ein Ausläufer geht am Bauchmark entlang in den Kopf hinein.

Vergleichen wir das Tracheensystem von Polyxenus mit demjenigen der anderen Diplopoden, so entspricht die Tracheentasche in der Lage und Gestalt derjenigen von Polydesmus; nur besteht der Unterschied, daß die Tracheentasche bei Polydesmus blind endet, während sie bei Polyxenus an den meisten Segmenten in ein Tracheenrohr übergeht. Ferner unterscheiden sich die Tracheen sehr auffallend von denjenigen der Polydesmiden; bei letzteren Diplopoden sind sie sehr zahlreich, sehr fein und unverzweigt, ähnlich wie an den vorderen Taschen der doppelfüßigen Segmente von Iulus. Bei Polyxenus aber sind die Tracheen weit und verästeln sich in ähnlicher Weise wie bei Glomeris.

V. Darmkanal.

Bei der Bearbeitung der Diplopoden haben nur wenige Autoren den Digestionstraktus berücksichtigt. Eingehender untersucht und genauer beschrieben ist der Darmkanal von Iulus durch Plateau und durch Krug, von Polydesmus complanatus durch Effenberger. Der feinere Bau des Verdauungskanales der Pselaphognathen ist dagegen bis jetzt nicht untersucht worden.

Bode hat den Darmkanal von Polyxenus herauspräpariert und makroskopisch betrachtet; auch beschreibt er die Malpighischen Gefäße. O. vom Rath erwähnt in einer Abhandlung über die

Biologie der Diplopoden, daß Polyxenus hinsichtlich des Darmkanales eine auffallende Aehnlichkeit mit Scolopendrella zeigt. Während sonst bei allen anderen Diplopoden der Mitteldarm von ziemlich regelmäßig angeordneten kleinen Zellen mit kleinen Zellkernen ausgekleidet sei, weise Polyxenus relativ große Zellen mit großen Kernen und langen, in das Darmlumen vorspringenden amöboiden Fortsätzen auf.

Der Darm ist bei Polyxenus wesentlich einfacher gebaut als bei Iulus und Polydesmus. Zunächst unterscheiden wir am Darmtraktus, welcher bei Polyxenus nahezu gestreckt den Körper durchläuft, drei Hauptabschnitte:

1) den Vorderdarm oder Oesophagus;
2) den Mittel- oder Magendarm;
3) den End- oder Hinterdarm.

Die Anhangsgebilde, Speicheldrüsen und MALPIGHIschen Gefäße werden gesondert abgehandelt.

Wir beginnen mit der Besprechung des ersten Abschnittes.

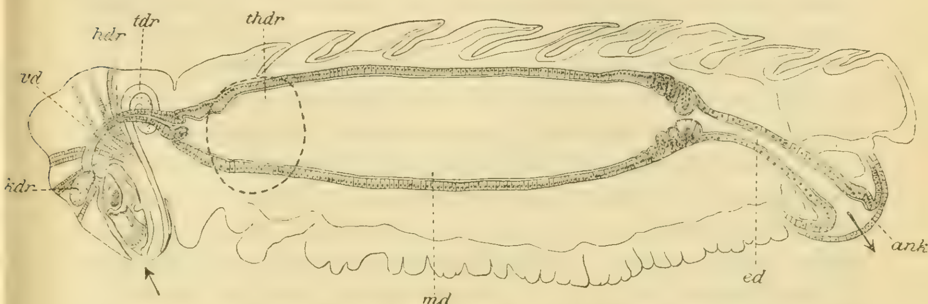
1. Der Vorderdarm oder Oesophagus.

Der verhältnismäßig kurze Vorderdarm besteht aus einem engen Rohre, das sich entsprechend der natürlichen Haltung des Kopfes in seichtem Bogen von der Mundhöhle nach hinten bis in die Gegend des ersten Segmentes erstreckt, um dort vermittelst eines kegelförmigen Vorsprunges in den weitlumigen Mitteldarm einzumünden (vgl. bei der Beschreibung des Darmkanales immer Textfig. 19). Der Oesophagus hat in der Nähe des Mundes ein relativ weites Lumen, dann wird er enger. Man sieht auf Querschnitten nur einen Spalt (Tafelfig. 19). Nach dem Mitteldarm hin wird das Lumen wieder etwas weiter und erscheint quer getroffen sternförmig, indem die Epithelzellen Längswülste bilden, welche in die Lichtung hineinragen (Tafelfig. 27 *oes*). Ein ähnliches Verhältnis werden wir beim Enddarm antreffen.

In histologischer Beziehung ist über den Bau des Vorderdarmes zu sagen, daß sich seine Wandung aus mehreren Schichten verschiedenartiger Gewebselemente zusammensetzt, die in den verschiedenen Regionen mehr oder weniger stark entwickelt sind. Das Innere ist mit einer Chitincuticula ausgekleidet. Vor der Uebergangsstelle zum Mitteldarm bildet dieselbe kleine zahnähnliche Vorsprünge, die, wie Tafelfig. 22 zeigt, in das Lumen des Oesophagus hineinragen. So ist es auch bei Scolopendrella.

Die Zellen der unter jener Cuticula befindlichen Epithelschicht sind in dem hinteren Abschnitte verhältnismäßig hoch, zylinderförmig und mit großen chromatinreichen Kernen ausgestattet. Weiter nach der Mundhöhle hin wird das Epithel allmählich niedriger. In der Gegend der Schlundkommissur sind nur noch an wenigen, selbst bei stärkster Vergrößerung kaum erkennbaren Stellen Epithelzellen vorhanden. Auf diese Epithelschicht folgt nach außen hin glatte Muskulatur.

Gegenüber dem Mittel- und Enddarm weist die Muskulatur insofern ein abweichendes Verhalten auf, als die Längsmuskulatur



Textfig. 10. Schematische Darstellung des gesamten Darmkanals von Polyxenus. *vd* Vorderdarm, *md* Mitteldarm, *ed* Enddarm, *ank* Analklappe, *kdr* Kopfdrüse oder vordere Speicheldrüse, *hdr* hintere Speicheldrüse, *tdr* tubulöse Drüse, *thdr* Thorakaldrüse.

hier innen und die Ringmuskulatur außen liegt. Von ersterer fand ich übrigens nur ganz schwache Fasern vor, während die letztere gut ausgebildet war. Ein gleiches Lageverhältnis ist auch bei Cryptops, Iulus und Polydesmus nachgewiesen. Einen besonderen Sphinkter konnte ich am Oesophagus nicht finden. Sein kegelförmig in das Lumen des Mitteldarmes vorspringender Endteil bildet gewissermaßen eine Klappe, die dadurch zustande kommt, daß Bindegewebszellen, die einen deutlichen Kern erkennen lassen, zwischen Epithelschicht und Muscularis eingelagert sind. Infolge dieser Vorrichtung wird ein Zurücktreten von Darminhalt in den Schlund kaum möglich sein.

In seiner Lage erhalten wird der Vorderdarm durch mehrere hintereinander getrennt liegende Bündel quergestreifter Muskeln, die sich an seiner dorsalen und ventralen Kopfwand anheften. Die dorsale Muskulatur, von der ein größeres Bündel hinter dem Gehirn liegt, ein zweites durch das Gehirn zieht und ein drittes und viertes die noch zu beschreibende Kopfdrüse zwischen sich

nehmen, kommt von der oberen Fläche der Kopfkapsel. Die ventralen Muskelzüge nehmen ihren Ursprung von einer starken Sehne, die zwischen Oesophagus und Unterschlundganglion liegt und den mächtig entwickelten Backenmuskeln zur Anheftung dient.

2. Der Mittel- oder Magendarm.

Dieser längste und geräumigste Darmabschnitt, welcher die Verdauung und Resorption der Nahrung vermittelt, erstreckt sich vom Beginn des ersten bis in die Gegend des siebenten Körpersegmentes, um dort in den Enddarm überzugehen. Seiner Gestalt nach kann der Mitteldarm mit einer Spindel verglichen werden. Er verengt sich allmählich nach dem Vorder- und Enddarm zu. Der Bau ist äußerst einfach. Die freie Oberfläche seiner im ganzen Verlaufe fast gleichstarken Epithelzellenlage ist von einer zarten Cuticularschicht überzogen, die unter dem Mikroskop bei stärkster Vergrößerung fein gestrichelt erscheint. Das Epithel dieses Darmteiles weist verhältnismäßig sehr große zylinderförmige Zellen mit relativ großen Kernen auf. Das Protoplasma dieser sekretführenden Zellen erscheint getrübt, und zwar an der Basis stärker als in den oberen Teilen; es läßt eine Art Wabenstruktur erkennen (Tafelfig. 23 *dep*). Die sich intensiv färbenden chromatinreichen Zellkerne befinden sich im unteren Drittel der Zelle. Eine Tunica propria ist sichtbar. Auf letztere folgen nach außen die stark entwickelte Ringmuskelschicht und darauf die nur schwachen Längsmuskeln, welche keine kontinuierliche Schicht, sondern nur Längsbänder bilden.

3. Der End- oder Hinterdarm.

Etwa in der Höhe des siebenten Segmentes geht der Mitteldarm in den Enddarm über. In dieser Gegend münden auch die stark entwickelten Malpighischen Gefäße. Der Enddarm ist fast doppelt so lang und an Umfang über noch einmal so stark als der Oesophagus. Er zieht mit fast gleichbleibendem Lumen in schwachem Bogen zum Analsegment herab. Dort erweitert er sich dann allmählich, um zwischen den Analklappen nach außen zu münden (Tafelfig. 24). Das Lumen des Enddarmes erscheint auf den meisten Querschnitten sternförmig, indem die Epithelzellen vorspringende Längsfalten bilden, welche aber nur durch die ungleiche Höhe der Zellen bedingt sind (Tafelfig. 25 *dep*).

Der Uebergang vom Mittel- zum Enddarm geschieht nahezu unvermittelt. Auf das hohe Zylinderepithel folgen plötzlich kubische Epithelzellen, deren Protoplasma ebenfalls ein trübes Aussehen hat. Weiter nach unten hin nehmen diese Zellen an Größe zu, ohne dabei ihre Form zu ändern. An den Analklappen werden sie dann wieder kleiner. Der Uebergang vom Mittel- zum Enddarm ist durch eine Einschnürung gekennzeichnet, in welcher die MALPIGHIschen Gefäße einmünden.

In ähnlicher Weise, wie wir das am Oesophagus gesehen haben, kommt auch zwischen den soeben bezeichneten Darmabschnitten ein Verschluß durch Klappenbildung zustande, nur in verstärktem Maßstabe. Am Endteile des Mitteldarmes ist durch Einfaltung des Epithels zwischen Muscularis und den Epithelzellen ein Raum geblieben, der mit Bindegewebszellen ausgefüllt ist. Auf Längsschnitten haben die hohen Epithelzellen der Ringfalte eine fächerförmige Anordnung (Tafelfig. 26 *dep*).

Innen besitzt der Enddarm ebenso wie der Vorderdarm eine chitinige Cuticula. Sonst setzt er sich aus denselben Gewebselementen zusammen wie der Mitteldarm. Auch das Lageverhältnis der Ringmuskulatur zur Längsmuskulatur ist das gleiche wie bei letzterem. Die verhältnismäßig starke Ringmuskulatur setzt sich bis in die Dorsal- und Ventralwand des Analsegmentes fort.

Drüsen des Darmkanals.

Im Anschluß an die Besprechung des Darmkanals möchte ich einige Drüsen beschreiben, deren Sekret bei dem Verdauungsvorgang eine wichtige Rolle spielt. Bei Polyxenus werden hinsichtlich dieser Drüsen im Prinzip ähnliche Verhältnisse angetroffen wie bei Iulus und Polydesmus. Auf Iulus beziehen sich die Arbeiten von PLATEAU, SILVESTRI, ROSSI und die Untersuchung von KRUG, welche die genauesten Angaben enthält. Vor kurzem hat EFFENBERGER die Drüsen von Polydesmus eingehend beschrieben. Wie bei Iulus findet man auch bei Polydesmus die tubulösen sowie die vorderen und hinteren Speicheldrüsen.

BODE sagt bei Beschreibung des Darmkanales vom Polyxenus: „Zwei schlauchförmige Speicheldrüsen liegen an den Seiten des Tieres dicht hinter dem Halse eingerollt und münden, obwohl ich ihre Ausführungsgänge nicht gesehen habe, doch wohl zweifelsohne in dieser Region in die Mundhöhle.“

Diese Drüsen entsprechen der auch bei Iulus und Polydesmus jederseits vorhandenen Drüse, für welche KRUG die Bezeichnung

„tubulöse Drüse“ eingeführt hat. Was nun die Lage der paarigen tubulösen Drüse anbetrifft, so verdient zunächst hervorgehoben zu werden, daß die Drüsenschläuche bei Polyxenus aufgeknäult sind und die seitlichen Partien des Kopfes ausfüllen (Textfig. 19, Tafelfig. 14 u. 15 *tdr*). Während bei Polydesmus diese Drüse von der Mündungsstelle am Gnathochilarium rückwärts bis in das dritte Segment und bei Iulus sogar bis in die Region des Enddarmes sich erstreckt, reicht sie bei Polyxenus nicht einmal in das erste Segment hinein. Der Drüsenschlauch zieht, nachdem er aus den Windungen herausgetreten, vom mittleren Teile des Oesophagus geradewegs zum hinteren Rande der Mundklappe herunter, um in deren unterem Drittel in den röhrenförmigen Ausführungsgang überzugehen. Die schlitzförmige Mündung liegt am vorderen Rande des Gnathochilariums in einem Spalt medianwärts neben dem großen Sinnespolster, wie dies aus den zuletzt bezeichneten Figuren zu ersehen ist.

Das Drüsenepithel geht dort, wo der Ausführungsgang mündet, in das Epithel des Gnathochilariums über. Der Drüsenschlauch besteht aus einer Schicht flacher Drüsenzellen mit großen Kernen, die auf Querschnittbildern besonders gut zu sehen sind und radiär gestellt das Lumen des Schlauches umfassen.

Die Annahme von Rossi, wonach diese Drüse bei Iulus ein Sekret liefere, welches beim Nestbau Verwendung finden soll, ist durch neuere Untersuchungen widerlegt worden. So hat vom Rath nachgewiesen, daß manche Diplopoden (Polydesmiden) beim Nestbau die Erde mit der Analregion betupfen. Effenberger fand bei Polydesmus eine in den After einmündende Drüse, die beim Weibchen über dem Enddarm liegt und deren Sekret zweifellos zum Nestbau dient.

Eine solche Afterdrüse fehlt allerdings den Polyxeniden. Diese besitzen dafür eine Drüse, die beim Weibchen dem Geschlechtsapparate angeschlossen ist. Die Eier werden, wie schon erwähnt, mit den Borsten der Endpinsel umgeben und durch das Sekret befestigt. Ein Nestbau, wie ihn Iulus und Polydesmus ausführen, kommt also hier nicht vor. Wie auch von anderer Seite behauptet wird, so ist meiner Ansicht nach diese tubulöse Drüse als eine Speicheldrüse anzusehen, deren Sekret auf die Nahrung bereits vor der Aufnahme abfließt.

Außerdem sind bei Polyxenus noch 3 Drüsen vorhanden, die sich in ihrem Bau von der tubulösen Drüse unterscheiden. Eine Drüsenmasse umgibt den Oesophagus in seinem hinteren Abschnitt

(Textfig. 19 *hdr*). Ich halte dieselbe infolge ihrer Lage und des traubigen Baues für homolog jener Drüse, die von KRUG als hintere Speicheldrüse bezeichnet wird. Die beiden Ausführungsgänge habe ich in meinen Schnitten wohl gesehen, die Mündungsstellen konnte ich aber nicht finden; sie liegen wahrscheinlich wie bei Iulus zwischen Mandibel und Hypopharynx. Diese Drüse hat, wie schon erwähnt, einen traubigen Bau und die Läppchen liegen lockerer als bei Iulus. Ihre Zellen enthalten große, runde Zellkerne (Tafelfig. 27 *hdr*).

Die beiden anderen Drüsen sind paarig und zeigen hinsichtlich ihrer histologischen Beschaffenheit weder mit der tubulösen Drüse noch mit der hinteren Speicheldrüse irgendwelche Uebereinstimmung. — Es liegt zunächst ein größeres Drüsenpaar in den Seitenteilen des ersten und zweiten Segmentes zu beiden Seiten des Mitteldarmes (Textfig. 19 *thdr*). Die feinen Ausführungsgänge konnte ich wegen der zarten Beschaffenheit des Objektes nur eine Strecke weit nach vorn zu verfolgen. Wir finden einen traubigen Bau. Die Zellen sind langgestreckt und stehen radiär um den Ausführungsgang. Sie haben verhältnismäßig kleine Zellkerne, die mehr der Basis genähert sind (Tafelfig. 28). Ich bezeichne daher diese Drüse, welche bis jetzt weder bei Polyxenus noch bei anderen Diplopoden bekannt war, als Thorakaldrüse, da sie außerhalb des Kopfes in den beiden ersten Thorakalsegmenten liegt.

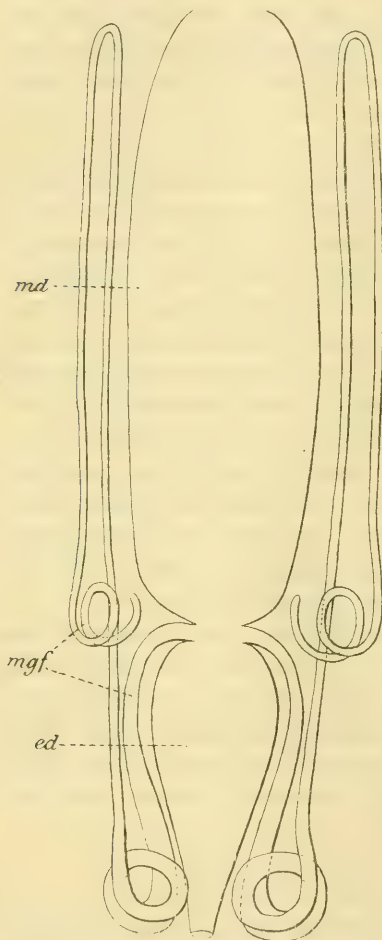
Die andere, in histologischer Hinsicht ganz ähnliche Drüse hat ihre Lage im Kopfe jederseits ganz nahe an der Ansatzstelle der Antennen; sie wird von den früher erwähnten Muskelzügen, welche an den Darm herantreten, begrenzt (Textfig. 19 und Tafelfig. 29 *kdr*). Die Ausführungsgänge münden in die Mundhöhle ein. Ich halte es für wahrscheinlich, daß diese Drüse der „vorderen Speicheldrüse“ bei Iulus entspricht.

Die MALPIGHIschen Gefäße.

Zu den Anhangsgebilden des Darmes zählen außer den genannten Drüsen noch die Vasa Malpighi, welche an der Uebergangsstelle vom Mitteldarm zum Enddarm einmünden. Wie bei den übrigen Diplopoden erreichen diese Gebilde auch hier eine beträchtliche Länge und besitzen einen drüsigen Bau. Sie sind bei Polyxenus viel stärker entwickelt als bei anderen Myriapoden.

BODE gibt an der Hand einer Figur folgende Beschreibung von den MALPIGHIschen Gefäßen: „Man sieht zwei starke Drüsenschläuche mit deutlichem hellen Zentralkanal und hell abgegrenzten

wandständigen Zellenpartien am Darm entlang bis zum Anus hinablaufen. Dort bilden sie in der Wölbung der Klappen einen starken, das Rectum umgebenden Knäuel, aus dem dann zwei dünnere Schläuche vom Ansehen der gewöhnlichen fadenförmigen Gefäße hervorgehen. Dieselben steigen nach rückwärts laufend wieder bis zum Halsteil hinauf, kehren dann mit einer Schleife um und schlängeln sich wieder am Darmrohr abwärts. Vor dem Pylorus schleifen sie sich noch einmal in vielfachen Windungen durcheinander und münden endlich unweit ihrer Ausgangsstelle in den Darm."



Textfig. 20. Schematische Darstellung des Verlaufes der Vasa Malpighi. *md* Mitteldarm, *mgf* Malpighische Gefäße, *ed* Enddarm.

Diese Darstellung ist nicht ganz richtig; jedenfalls läßt sich, wie ich mich auf Schnitten überzeugen konnte, eine doppelte Einmündungsstelle jederseits nicht nachweisen.

Wie aus der Textfig. 20 *mgf* ersehen werden kann, liegen zu beiden Seiten des Enddarmes zwei sehr stark entwickelte Schläuche, welche zwischen Mittel- und Enddarm einmünden. An den hinteren Abschnitten des Enddarmes machen die Gefäße mehrere Windungen und setzen sich jederseits in ein dünnes Rohr fort, welches in fast geradem Verlauf bis in die Gegend des ersten Segmentes nach vorn geht; dort schlägt sich das Rohr nach außen um und läuft weiterhin in umgekehrter Richtung neben dem aufsteigenden Schenkel herab, um in der Höhe der Schnürungsstelle des Darmes nach einigen Windungen blind zu enden.

Im histologischen Bau zeigen die Malpighischen Gefäße in ihren dünnen Teilen einige Aehnlichkeit mit der tubulösen Drüse,

die am Gnathochilarium ausmündet. Auffallend groß sind die Zellen an dem aufgeknäuelten Teile neben dem Enddarm. Der zentrale, dem verhältnismäßig engen Lumen zugekehrte Teil der großen prismatischen Zellen erscheint nahezu homogen; die runden Zellkerne liegen in dieser homogenen Schicht (Tafelfig. 24 u. 25).

Der Enddarm wird nebst den in seinem Bereiche liegenden Malpighischen Gefäßen von einer zarten, bindegewebigen Membran umhüllt.

VI. Die Geschlechtsorgane.

Die Angaben der früheren Autoren (Fabre, Meinert, Bode, Latzel, Heathcote, vom Rath), welche den Geschlechtsapparat von Polyxenus untersucht haben, gehen weit auseinander. Daher hielt ich es für angebracht, jene Arbeiten nachzuprüfen und die Geschlechtsverhältnisse der Polyxeniden an Schnittserien genauer zu studieren.

Obwohl Heathcote und vom Rath sich bereits der Methode des Schneidens bedienten, konnten auch sie völlige Klarheit nicht schaffen. Die Präparate des letzteren Autors, 60 Schnittserien, welche sich im Besitze des Zoologischen Institutes der Universität Jena befinden, lagen mir zur Durchsicht vor. Der feinere Bau der Geschlechtsorgane war aus den sonst vorzüglich erhaltenen Schnittserien wohl hauptsächlich infolge der mangelhaften Färbung nicht zu ersehen. Soviel konnte ich aber feststellen, daß nicht ein einziges Männchen darunter war.

Auf das Fehlen der Männchen haben Bode und vom Rath schon hingewiesen. Ersterer sagt: „In der Darstellung der männlichen Organe vermag ich Fabres Angaben nichts hinzuzufügen, da ich unter etwa 300 untersuchten Exemplaren nicht ein einziges Männchen gefunden habe. Fabre hat das Glück gehabt, mit den wenigen erwachsenen Exemplaren, die er nach seiner Angabe untersucht hat, auch Männchen zu erhalten. In unserer Gegend [1]) müssen sie demnach weit seltener sein, obwohl mir eine solche Ueberzahl von Weibchen etwas zu groß erscheint. Bis jetzt bin ich außerstande, eine Erklärung für diesen Umstand zu geben. Bei den nach Fabres Schilderung sehr in die Augen fallenden männlichen Organen würde mir ein Männchen auch wohl schwerlich entgangen sein. Die Hoden bestehen nach dem genannten

1) Das Material stammte aus der Dölauer Heide unweit Halle a/S.

Forscher aus einem zylindrischen Sack, der an den Seiten kleine Bläschen trägt und mit zwei kurzen Vasa deferentia in die Kopulationsorgane ausgeht. Dieselben sitzen wie die des Weibchens in der Achsel des zweiten Fußpaares und bilden im Verhältnis zur Größe des Tieres zwei sehr lange und breite Ruten, die sehr spitz endigen. Sie sind länger als ein Bein und 3—4mal so breit wie das breiteste Fußglied. Sie sind nicht retraktil und werden in der Ruhe glatt an den Körper angelegt. Zur Begattung kann das Tier sie willkürlich in senkrechter Stellung zur Hauptachse des Tieres aufrichten."

Bei Meinert heißt es: „Penes protrusi permagni, conici foramine parvo."

Latzel stimmt weder Fabre noch Bode zu. Er hält im Gegensatze zu letzteren mit Meinert diejenigen Individuen für die Männchen, deren zweites Beinpaar zwei verhältnismäßig sehr große, dreieckige oder zusammengedrückte, kegelförmige, an der Spitze durch einen Porus geöffnete Genitalorgane (Ruten!) hinter sich trägt. Diese beiden nach hinten gerichteten Organe sollten 2—3mal breiter als das breiteste Fußglied, aber immer noch viel kürzer als die Beine sein. Seiner Ansicht nach sind die in gleicher Lage befindlichen Vulven kleiner, mehr rundlich oder zylindrisch und an der Spitze mit einem feinbewimperten Querspalt geöffnet.

Diesen Ausführungen Latzels stimmt Heathcote zu, welcher unter einer geringen Anzahl Exemplare von Polyxenus mehrere Männchen gefunden haben will. Sowohl seine Angaben, die etwas unsicher gehalten sind, als auch die abgebildeten Schnitte lassen meiner Ansicht nach einige Zweifel aufkommen, ob es tatsächlich Männchen waren. In der Besprechung der äußeren Geschlechtsorgane sagt er zunächst: „The dilatation of the oviduct, into which the external opening passes, is shown more markedly than the corresponding dilatation of the vas deferens; but I am inclined to believe this is due to differences in preserving." In einem anderen Kapitel fährt er dann fort: „The male generative organ also consists of a tube, the testis, which divides anteriorly into two vasa deferentia. The walls of the testis are formed by a single layer of cells, and within it is a mass of spongy connective tissue from the cells, of which the spermcells and the follicles arise. The spermatozoa originate by a sperm morula, and the morula is surrounded by a follicle, which may perhaps serve to secrete the covering of the spermatophores, which are formed inside the

follicles. The spermatozoa are long and thread-like, resembling those of Lithobius and Scolopendra."

Sämtliche Abbildungen der männlichen Geschlechtsorgane von Polyxenus, die sich sonst in der Literatur vorfinden, sind dem Werke LATZELS entnommen.

Jedenfalls ist auch mir gleich BODE und VOM RATH, deren reichliches Untersuchungsmaterial aus den verschiedensten Gegenden Deutschlands stammte, das Fehlen der Männchen aufgefallen. Da gerade infolge der abweichenden Angaben eine genaue Nachuntersuchung unbedingt notwendig schien, ließ ich seit Anfang Mai 1909 bis Februar 1910 wöchentlich Hunderte von Tieren sammeln, die dann teils in Schnitte zerlegt, teils frisch oder in Kalilauge mazeriert untersucht wurden. Das Gesamtmaterial, welches zur Verfügung stand, erstreckt sich (abgesehen von den VOM RATHschen Präparaten) auf 200 Schnittserien und insgesamt etwa 2000 Exemplare. Dabei befand sich kein einziges Männchen.

Da außerdem bei den Weibchen, wie noch gezeigt werden soll, keine Spermatozoen aufzufinden waren, halte ich es für wahrscheinlich, daß die Fortpflanzung auf parthenogenetischem Wege geschieht. Dieser Fall würde nicht vereinzelt dastehen, da eine derartige Vermehrungsweise für verschiedene Chilopoden- und Diplopodengattungen bereits nachgewiesen ist. Es gilt dies, wie mir Herr Dr. VERHOEFF persönlich mitteilte, nach seinen Beobachtungen für Lamyctes fulvicornis (Chilopoden), Nopoiulus palmatus caelebs, Gervaisia costata und wahrscheinlich auch für die neue Glomeridengattung, welche er erst vor kurzem angezeigt hat.

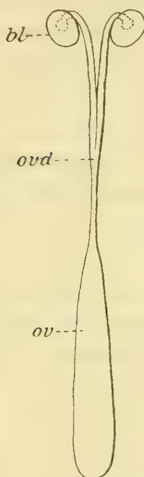
Nach den Angaben von FABRE und LATZEL kann man kaum bezweifeln, daß in manchen Gegenden Männchen vorkommen, aber ebenso sicher ist es, daß an anderen Orten Männchen gänzlich fehlen.

Der weibliche Geschlechtsapparat.

Das Ovarium und die Ovidukte, welche zwischen Darm und Bauchmark ihre Lage haben, sind bei Polyxenus ähnlich denjenigen der meisten Diplopoden. Ersteres hat die Form eines langen Sackes, dessen weites Hinterende in der Analgegend etwas verbreitert ist und blind endet (Textfig. 21 und Tafelfig. 16 *ov*). Seine Wand besteht aus einer dünnen Membran, die streckenweise spindelförmige Zellen mit länglichen Kernen erkennen läßt. Dem ventralen Teile dieses Ovarialsackes genähert verlaufen untereinander in der Längsrichtung des Körpers zwei Eibildungsstreifen,

die je nach der Entwickelung der aus dem Keimepithel hervorgehenden Eier mehr oder weniger deutlich zu sehen sind. Zur Zeit der Eireife sind die Stromata schwer zu erkennen, da sie durch die verhältnismäßig großen Eier verdeckt und verlagert sind.

Gewöhnlich trifft man in den verschiedenen Regionen eines und desselben Ovariums die Eier in verschiedenen Entwickelungsstadien an (Tafelfig. 24 *o*). Bode und vom Rath haben gefunden, daß stets am blinden Ende des Ovarialsackes die Eier am weitesten entwickelt waren. Dies konnte ich auch häufig, aber nicht regelmäßig beobachten. Aus dem Keimepithel differenzieren sich nicht alle Zellen, welche zur weiteren Entwickelung gelangen, zu Eiern. Der größte Teil der Zellen bleibt vielmehr im Wachstum zurück und umgibt als Follikelzellen von allen Seiten das heranwachsende Ei. Letzteres ist von einer gestielten Kapsel umgeben. An der zarten Hülle sieht man deutlich langgestreckte Zellkerne.



Textfig. 21. Schematische Darstellung des Ovarium *(ov)* und Oviduktes *(ovd)*. Blase *(bl)*; auch als Receptaculum seminis bezeichnet.

Bei den Eiern muß ich auf eine histologische Eigentümlichkeit aufmerksam machen. Die großen Eier enthalten auffallende Dotterkerne. Man sieht in den kleineren Eizellen eigenartige Klumpen der Kernmembran anliegen. Beim Größerwerden der Eier entfernen sie sich von der Kernmembran und liegen im Zellkörper zerstreut (Tafelfig. 18 u. 24 *dkr*). Sie haben eine gewisse Aehnlichkeit mit unregelmäßig geformten Kernen, sind aber nur Gebilde des Dotters.

Sobald ihr Wachstum vollendet ist, sprengen die Eier die erwähnte Hülle und fallen in den freien Raum des Ovarialsackes. Von dort treten sie in den Ovidukt, um dann durch die Vulven nach außen zu gelangen. Der Ovidukt ist ein enger Kanal, der sich nach vorne hin etwas erweitert und in zwei parallel verlaufende Röhren teilt. Diese weichen auseinander und gehen bis an die Vorderflächen des sogenannten Receptaculum seminis (Textfig. 21 *ovd*). Sie münden nahe an den Vulven in den Ausführungsgang des ebengenannten Organes ein (Tafelfig. 30 *drg*). Ueber

den histologischen Bau des Oviduktes ist noch zu sagen, daß er eine starke Schicht längsverlaufender Muskeln besitzt.

Fabre und Heathcote behaupten, daß dem weiblichen Geschlechtsapparate bei Polyxenus ein Receptaculum seminis angeschlossen sei. Ersterer sah, als er ein Weibchen, dessen Ovarialsack mit reifen Eiern angefüllt war, auf den Objektträger drückte, in der Nachbarschaft der Vulven eine eiförmige, durchsichtige Blase, in der sich haarförmige Spermatozoen bewegten. Die dicht aneinander gerückten Spermatozoen bildeten ein sternförmiges Vieleck, welches sich um sich selbst rasch an den Wänden des Receptaculums herumzudrehen schien. Diese Rotation sei durch die lebhafte Bewegung der Spermatozoen hervorgebracht. Vergeblich hat er nach einer zweiten solchen Blase gesucht. Er ist im Zweifel, ob es eine paare oder eine unpaare Blase ist (nahezu wörtliche Uebersetzung).

Diese Frage ist durch Heathcote entschieden. Auf dem von ihm abgebildeten Schnitt sind zwei Blasen zu erkennen. Im Text sagt er: „Just at the point of division into the two oviducts two large receptacula seminis communicate. They are composed of a single layer of cells (Fig. 15, *rec. sem.*) and contain spermatozoa, as shown in the figure."

Wie meine Bilder (Tafelfig. 30 u. 31 *bl*), die mit Hilfe eines Zeichenapparates entworfen sind, erkennen lassen, sind derartig paarige Bläschen, deren Wand aus einer Schicht flacher Zellen gebildet wird, in der Tat vorhanden. Die Gebilde liegen im zweiten Segmente seitlich des Mitteldarmes über dem Ovidukt. In ihrem Innern fand ich stets ein stern- oder halbmondförmig gestaltetes Gerinnsel, trotz eifrigen Suchens aber niemals Spermatozoen. Auf den Schnitten erschien der Inhalt schwach gelblich gefärbt.

Ich fand außerdem an dem ventral gelegenen Wandabschnitte der jederseitigen Blase eine kompakte drüsige Masse vor. Zur Entleeerung des Sekretes dient ein Gang, der nach unten direkt in die Vulven führt, und in welchen von vorn her der Ovidukt einmündet. Die Drüsen haben einen traubigen Bau, ihre Zellen sind mit großen, runden Kernen ausgestattet.

Das Bläschen hat also jedenfalls die Bedeutung eines Reservoirs für das Sekret der Drüsenzellen, und ich vermute, daß dieses Sekret während der Eiablage in größerer Menge entleert wird. Ob das Bläschen auch als Receptaculum seminis dient, vermag ich nicht zu sagen. Das Fehlen der Samenzellen bildet in diesem

Falle keinen Gegenbeweis, da an meinen Fundstellen keine Männchen vorhanden waren.

Die paarigen Vulven befinden sich bei Polyxenus an den Coxen des zweiten Beinpaares. Sie sind nicht wie bei Polydesmus und Iulus vorstülpbar, sondern stehen frei vor. Man sieht die Vulven schon bei schwächerer Vergrößerung am hinteren Abschnitt der Basalstücke der Gliedmaßen als zwei bohnenförmige Gebilde, die nicht direkt quer zur Längsachse des Körpers, sondern vielmehr derart ein wenig schräg nach hinten gestellt sind, daß ihre Mittellinie von vorn und innen nach hinten und außen geht. Die Textfig. 10 *v* zeigt die Vulven in ihrer natürlichen Lage.

Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man zwei Klappen, die durch einen in der soeben angegebenen Richtung verlaufenden tiefgehenden Spalt gebildet werden. Die hintere, etwas kleinere Klappe ist noch durch eine flache Einkerbung, die senkrecht zum Querspalt verläuft, in zwei gleichgroße abgerundete Felder geteilt. Bei Betrachtung gut erhaltener Mazerationspräparate gewann ich den Eindruck, als ob dieser Einschnitt vom Klappenrande aus, woselbst sich eine deutliche Einbuchtung markiert, nur eine kurze Strecke nach der Basis zu die fragliche Klappenhälfte durchschneidet. An der Oberfläche beider Klappen ist das Chitin mit feinsten Wärzchen besetzt, wie wir solche auch an anderen Körperstellen fanden. Auf Längs- und Querschnitten erscheinen die Vulven mehr kegelförmig.

Literatur.

1) Attems, Graf C., Javanische Myriopoden. Mitteilungen aus dem naturhistorischen Museum in Hamburg, 24. Jahrg.

2) Balbiani, E. G., Le tube digestif de Cryptops. Arch. de Zool. exp. et gén., T. VIII, 1890.

3) Bertkau, Ph., Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen im Gebiete der Arthropoden während der Jahre 1877—1878. Arch. f. Naturgesch. (Troschel), 44. Jahrg., 1878, Heft 4.

4) Bode, Joh., Polyxenus lagurus de Geer. Ein Beitrag zur Anatomie, Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Chilognathen. Zeitschr. f. d. ges. Naturw., 3. Folge Bd. III, 1877.

5) Causard, M., Recherches sur la respiration branchiale chez les Myriopodes diplopodes. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, T. XXXVII, 1903.

6) Effenberger, W., Beiträge zur Kenntnis der Gattung Polydesmus. In.-Diss. Jena 1908. (Jen. Zeitschr. 1908.)

7) Fabre, M., Recherches sur l'anatomie des organes réproducteurs et sur le développement des Myriapodes. Ann. d. Sc. Nat., 4. Série, Zool., T. III, 1855.

8) De Geer, Observations sur une espèce singulière de Millipedes ou Scolopendre. Acad. d. Sciences, Savants étrangers, 1750.

9) Derselbe, Observations sur les Millipedes. Acad. des Sciences de Paris. T. I et III, 1764 et 1766.

10) Derselbe, Mémoires pour servire à l'histoire des Insectes. Acad. des Sciences de Paris, T. VII.

11) Gervais, Études pour servir à l'histoire naturelle des Myriapodes. Ann. d. Sc. Nat., 2. Série, T. VII, et 3. Série, T. II, 1837.

12) Grenacher, H., Ueber die Augen einiger Myriapoden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVIII, 1880.

13) Heathcote, F. G., On some points of the anatomy of Polyxenus lagurus. Quaterly Journal of Microsc. Sc., Vol. XXX, July 1889.

14) Heymons, R., Mitteilungen über die Segmentierung und den Körperbau der Myriapoden. Sitz.-Ber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin, Bd. XL, 1897.

15) Derselbe, Die Entwickelungsgeschichte der Skolopender. Zoologica, Heft 33, Stuttgart 1901.

16) Humbert, A., Myriapodes des environs de Genève. Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève, T. XXXII, 1894—1895.

17) Kenyon, Fr. C., The morphology and classification of the Pauropoda with notes on the morphology of Diplopoda. Tuft's College Studies, Vol. IV, 1895.

18) Krug, H., Beiträge zur Anatomie der Gattung Iulus. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLII, 1906.

19) Latzel, R., Die Myriopoden der österreichisch-ungarischen Monarchie. Wien 1880.
20) Lucas, H., Exploration scientifique de l'Algérie. Zoologie I. Paris 1849. (Histoire naturelle des animaux articulés.)
21) Meinert, Danmarks Chilognather. Natur. Tidskrift of Schiœdte, Kjœbenhavn, 3. Raekke, Vol. V, 1868—1869.
22) Menge, A., Myriapoden der Umgebung von Danzig. Neueste Schriften der naturforsch. Gesellschaft in Danzig, Bd. IV, Heft 4, Tab. II.
23) Metschnikoff, E., Embryologie von Chelifer und Phalangium. Siebold u. Köllicker, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXI.
24) Plateau, F., Recherches sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Myriapodes de Belgique. Mémoires de l'Académie Royal de Belgique, T. XLII, 1878.
25) Derselbe, Les Myriapodes marins et la résistance des Arthropodes à respiration aérienne à la submersion. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. XXVI, 1890.
26) vom Rath, O., Beiträge zur Kenntnis der Chilognathen. Dissertation. Straßburg i. E., Bonn 1886.
27) Derselbe, Ueber die Fortpflanzung der Diplopoden. Berichte der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br., Bd. V, 1890.
28) Derselbe, Zur Biologie der Diplopoden. Berichte d. Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br., Bd. V, 1891.
29) Rosický, F. V., Die Arbeiten der zoologischen Abteilung der Landesdurchforschung von Böhmen enthalten: Die Myriapoden Böhmens. Arch. d. naturw. Landesdurchforschung von Böhmen, Bd. III, 4. Abt., 1876, Heft 1.
30) Schmidt, P., Beiträge zur Kenntnis der niederen Myriapoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIX, 1895.
31) Silvestri, P., Acari Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. Ordo Pauropoda, Portici 1902.
32) Derselbe, Acari Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. Classis Diplopoda, Portici 1903.
33) Stein, Fr., Ueber die Geschlechtsverhältnisse der Myriapoden und einiger anderer wirbelloser Tiere. Müllers Arch. f. Anat. u. Phys., 1842, Heft 2 u. 3.
34) Verhoeff, C., Können Diplopoden an senkrechten Glaswänden emporklimmen. Notizen über Polyxenus lagurus. Zool. Anz., Bd. XIX, 1896, No. 493—520.
35) Derselbe, Zur Phylogenie der Diplopoden. Zool. Anz., 1901.
36) Derselbe, Zur Phylogenie der Myriapodenordnungen. Zool. Anz., Bd. XIX, 1896.
37) Voges, E., Das Tracheensystem von Glomeris. Zool. Anz., 1879.
38) Ziegler, H. E., Die Tracheen bei Iulus. Zool. Anz., Bd. XXXI, 1907.

Erklärung der Figuren auf den Tafeln.

Buchstabenerklärung.

ank Analklappe
ant Antenne
antn Antennennerv
atdr Ausführungsgang der tubulösen Drüse
bckt Backenteile
bgw Bindegewebe
bl Blase (auch als Receptaculum seminis bezeichnet)
bm Bauchmark
clyp Clypeus
cut Cuticula
dep Darmepithel
dgf Dorsalgefäß
dkr Dotterkern
dr Drüse
drg Drüsengang
ed Enddarm
ep Epithel
epcr Epicranium
eph Epipharynx
fk Fettkörper
g Ganglion
geh Gehirn
gnat Gnathochilarium
gzk Kerne der Ganglienzellen
hdr hintere Speicheldrüse
hph Hypopharynx
hyp Hypodermis
hypzk Kerne der Hypodermiszellen
kdr Kopfdrüse
kk Kristallkegel
l Linse
ll Lamellulae linguales
md Mitteldarm
mgf Malpighisches Gefäß
msk Muscularis
mtdr Mündung der tubulösen Drüse
mus Muskel
n Nerv
o Ei
obl Oberlippe
ocl Ocellen
oes Oesophagus
ov Ovarium
ovd Ovidukt
pgt Pigment
schg Schlundganglion (Gehirn)
schk Schlundkommissur
sia Sinnesast
sih Sinneshaar
sip Sinnespolster
tdr tubulöse Drüse
thdr Thorakaldrüse
tpr Tunica propria
tr Tracheen
trt Tracheentasche
v Vulva
zk Zellkern.

Tafel 31.

Fig. 1. Ausgewachsenes Tier (Stadium 8) mit 13 Beinpaaren von der Rückenseite gesehen.

Fig. 2. Dasselbe von der Bauchseite gesehen.

Fig. 3. Larve mit 3 Beinpaaren (Stadium 1) von der Rückenseite gesehen.

Fig. 4. Dasselbe Stadium von der Bauchseite gesehen. Die Borsten sind größtenteils entfernt.

Fig. 5. Larve mit 4 Beinpaaren (Stadium 2). Die Borsten sind entfernt.

Fig. 6a. Der Kopf und die ersten Segmente eines ausgewachsenen Tieres von der Seite gesehen (Mazerationspräparat).

Fig. 6b. Dasselbe von der Bauchseite gesehen.

Tafel 32.

Fig. 7. Exemplar mit 10 Beinpaaren (Stadium 6). Die Borsten der Seitenbüschel sind entfernt.

Fig. 8. Ocellen und Sinnesorgane eines ausgewachsenen Tieres (Mazerationspräparat).

Fig. 9. Längsschnitt durch die Ocellen.

Fig. 10. Querschnitt durch eine Ocelle.

Fig. 11. Längsschnitt durch die in Fig. 8 und Textfig. 3 dargestellten Sinnesorgane.

Fig. 12. Längsschnitt durch die Antennen.

Fig. 13. Längsschnitt durch das 5. und 6. Antennenglied, um die großen Zellen, welche den Fettkörperzellen ähnlich sind, zu zeigen.

Tafel 33.

Fig. 14. Gnathochilarium. Der Schnitt geht schräg von hinten und oben nach vorn und unten, so daß bereits das erste Segment mitgetroffen ist.

Fig. 15. Querschnitt durch das Gnathochilarium zur Demonstration des nervösen Apparates.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch die vorderen Körpersegmente, um die Lage der Tracheentaschen zu zeigen.

Fig. 18. Querschnitt durch ein Segment aus der Körpermitte (Uebersicht über die Organe).

Tafel 34.

Fig. 16. Frontalschnitt durch das hintere Körperende zur Demonstration des Ovariums und der Endpinsel.

Fig. 19. Frontalschnitt durch das Gehirn.

Fig. 20. Sagittalschnitt durch den Kopf.

Fig. 21. Querschnitt durch ein Segment aus der Körpermitte zur Demonstration der Tracheentaschen.

Tafel 35.

Fig. 22. Der Uebergang vom Oesophagus zum Mitteldarm (Längsschnitt).

Fig. 23. Epithelzellen des Mitteldarmes.

Fig. 24. Sagittalschnitt durch das Hinterende des Tieres zur Demonstration des Enddarmes und der Malpighischen Gefäße.

Fig. 25. Querschnitt durch den Enddarm und die Malpighischen Gefäße.

Fig. 26. Der Uebergang vom Mittel- zum Enddarm (Längsschnitt).

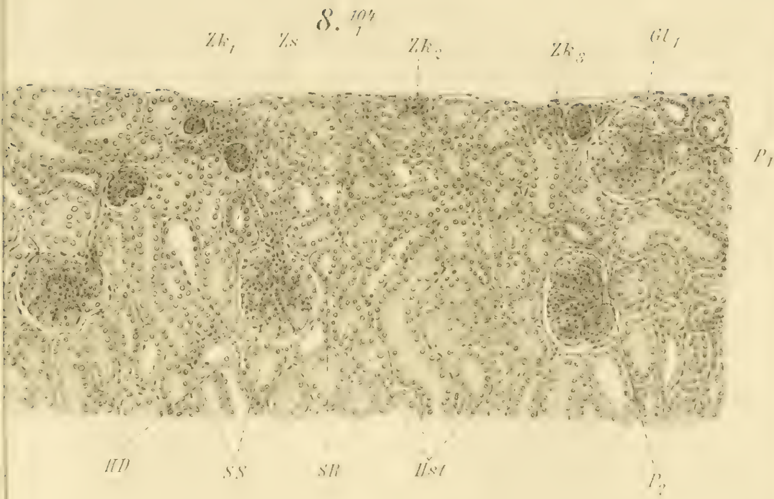
Fig. 27. Querschnitt durch den Oesophagus und die hintere Speicheldrüse.

Fig. 28. Querschnitt durch die Thorakaldrüse.

Fig. 29. Querchnitt durch die Kopfdrüse.

Fig. 30 und 31. Längsschnitte durch das zweite Segment zur Demonstration der weiblichen Geschlechtsorgane. Der in Fig. 31 abgebildete Schnitt liegt mehr lateral als Fig. 30.

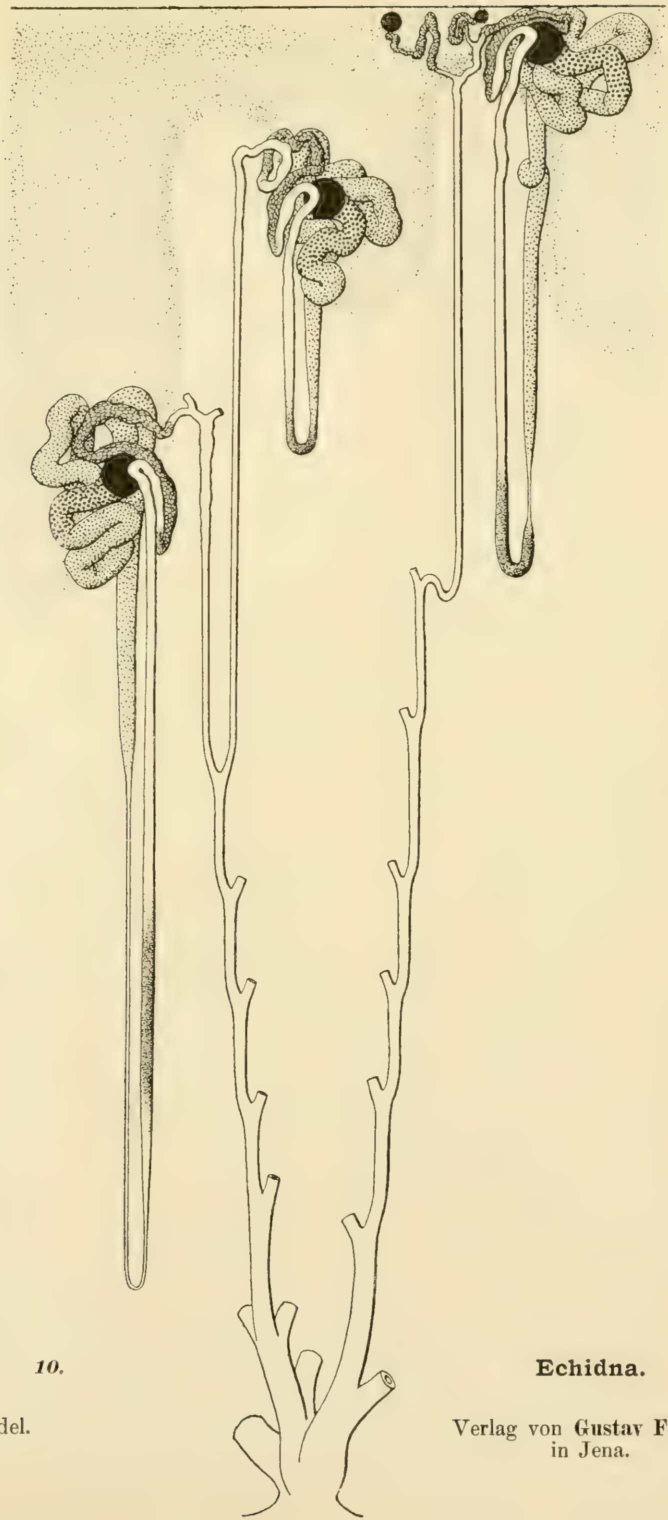
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3813.





Lith.Anst.v.E.A.Funke,Leipzig.


Verlag von Gustav Fischer

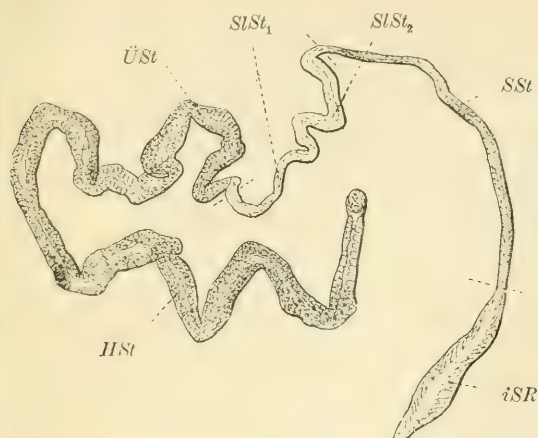


10.

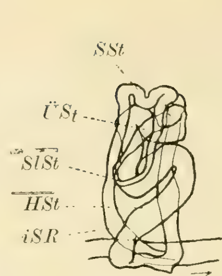
Echidna.

Zarnik del.

Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

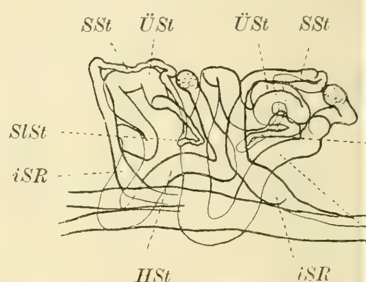


11.

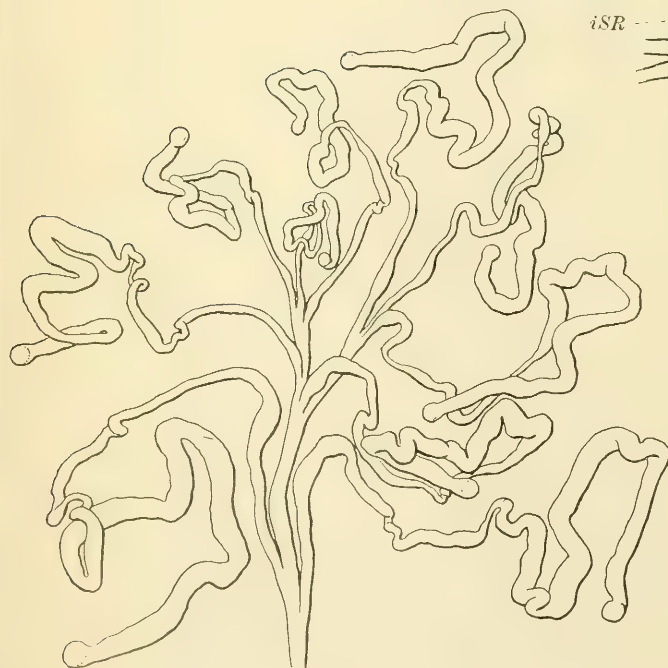


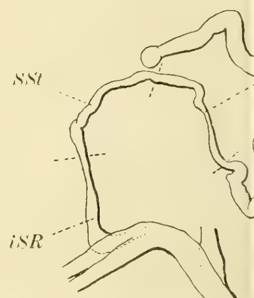
12 a.

iSR



13 a.


14.



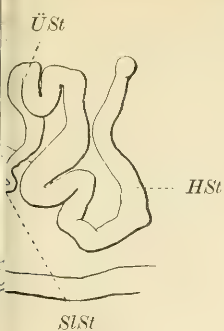
13 c.


15.

Lacer

Zarnik del.

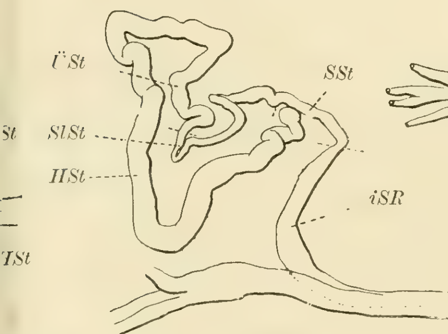
Verlag von Gus



12 b.



16.



13 b.



ÜSt





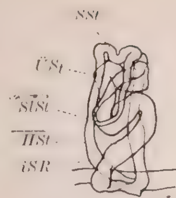
17.

agilis.

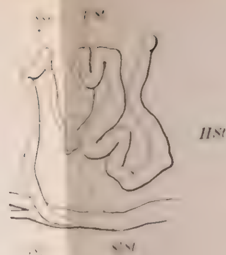
Fischer in Jena.



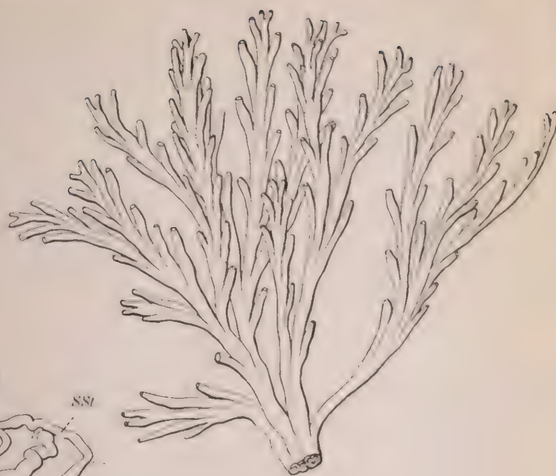
11.



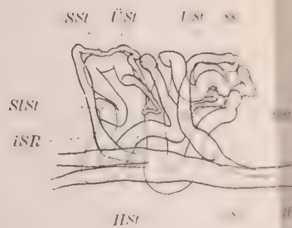
12 a.



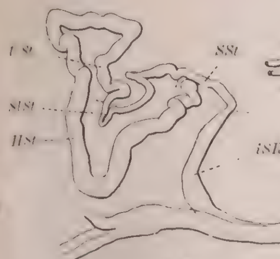
12 b.



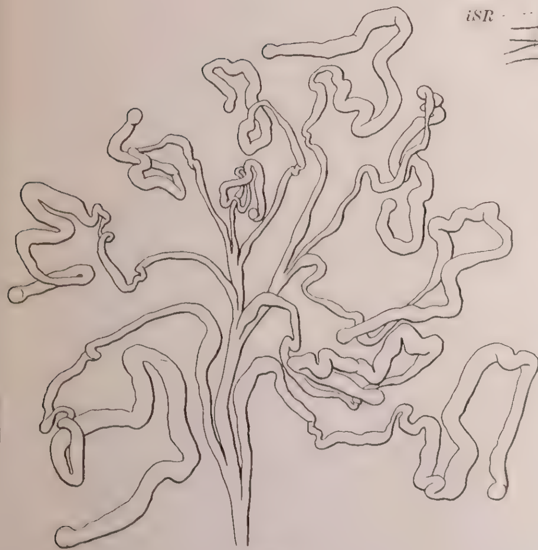
16.



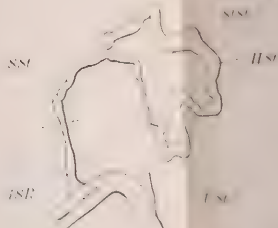
13 a.



13 b.



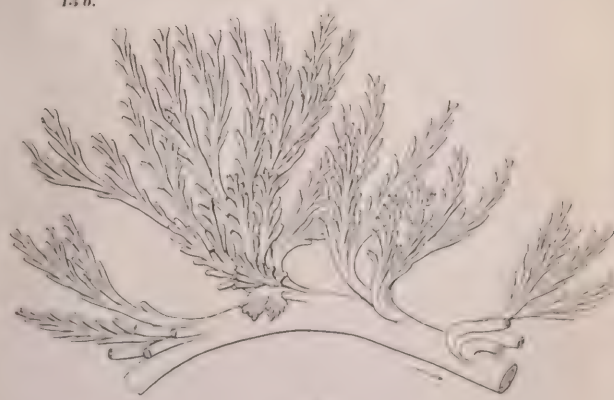
14.



13 c.



15.

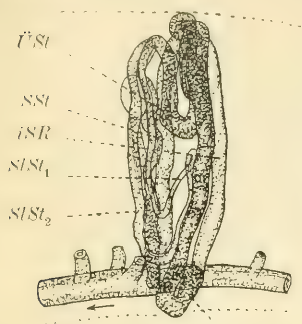


17.

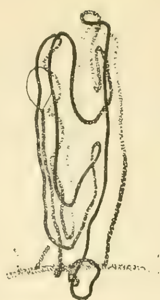
Lacerta agilis.

Zarnik del.

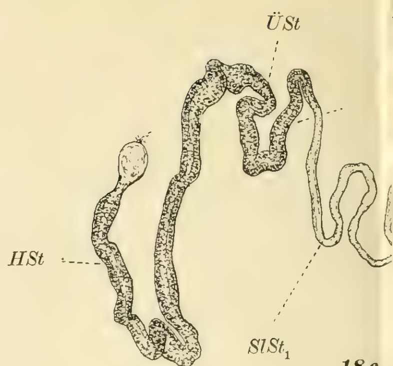
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



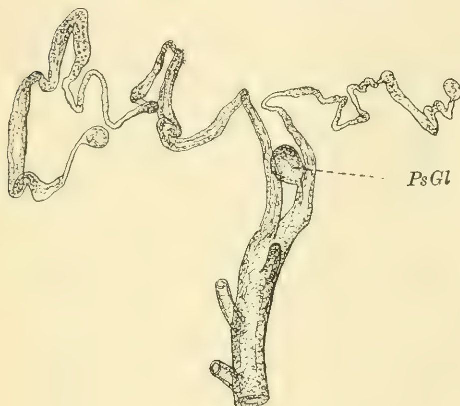
18 a.



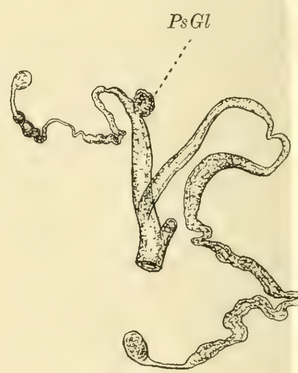
18 b.



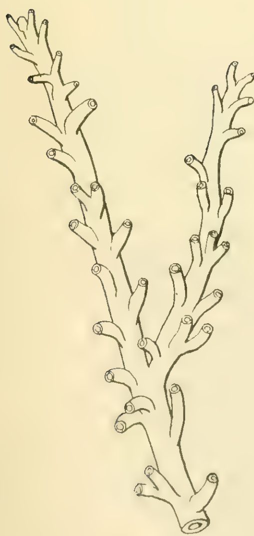
18 c.



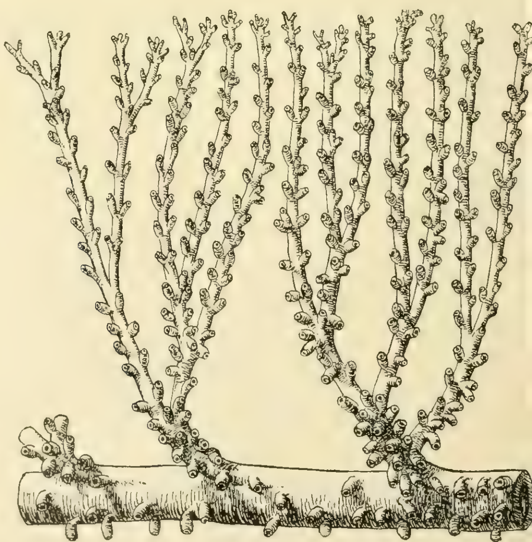
19.



20.



22.

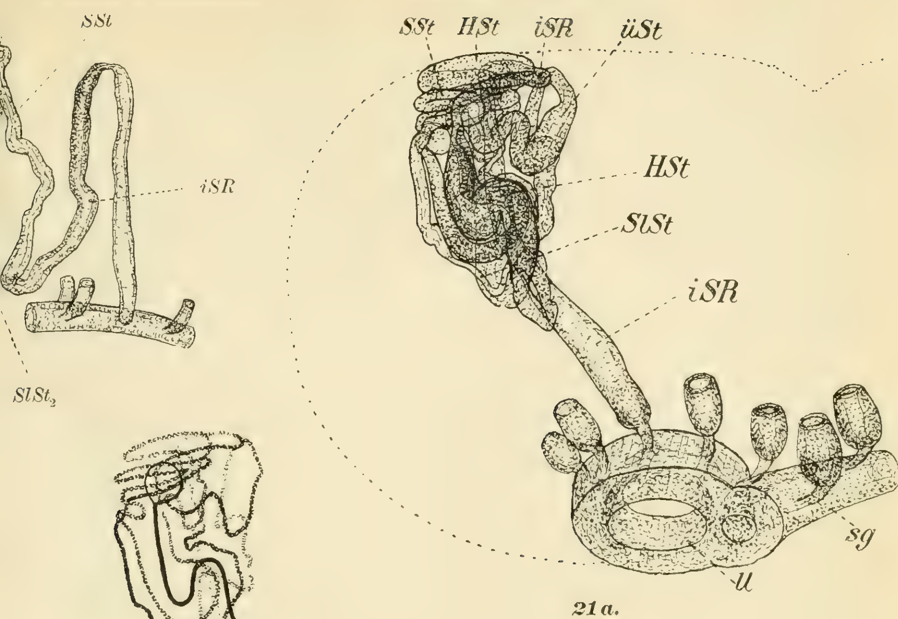


23.

Angui

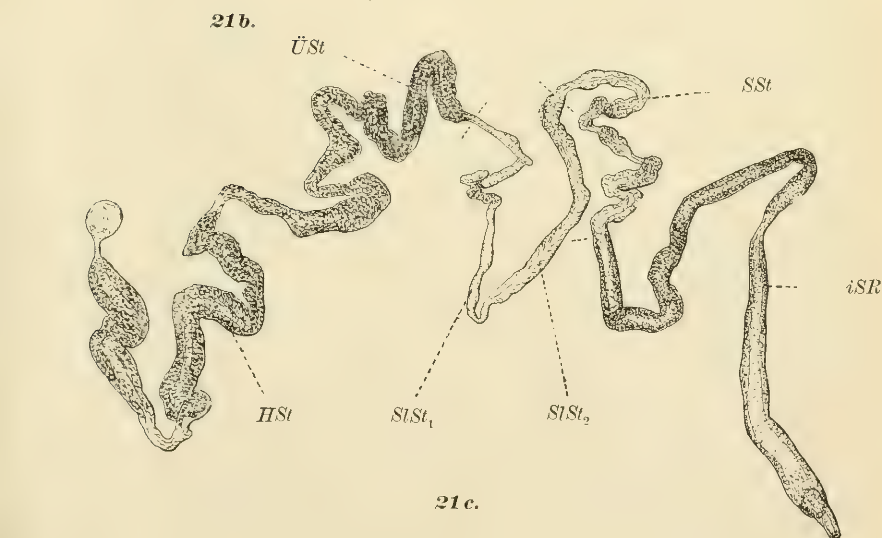
Zarnik del.

Verlag von Gus



21 a.

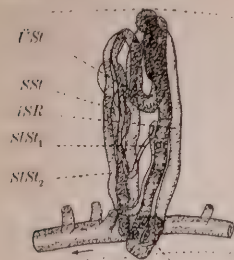
21 b.



21 c.

agilis.

Fischer in Jena.



18 a.



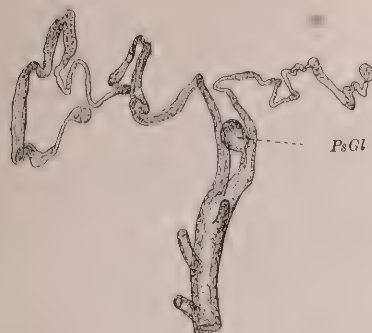
18 b.





18 c.

21 a.



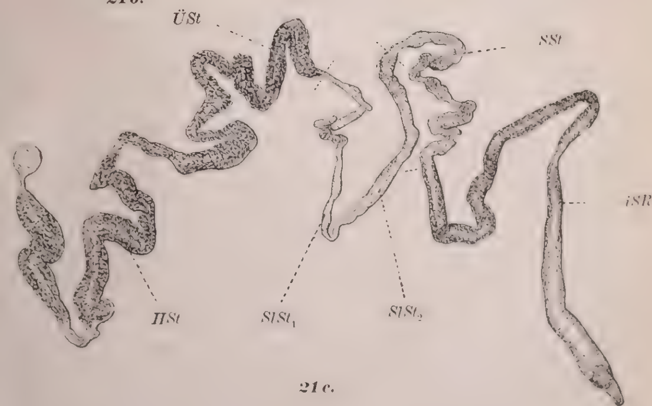
19.



20.



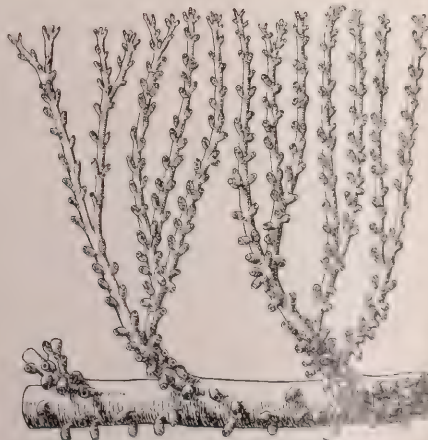
21 b.



21 c.



22.



23.

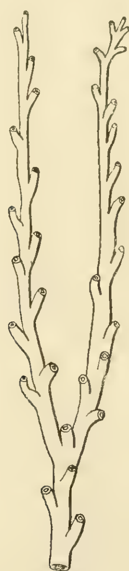
Anguis fragilis.

Zarnik del.

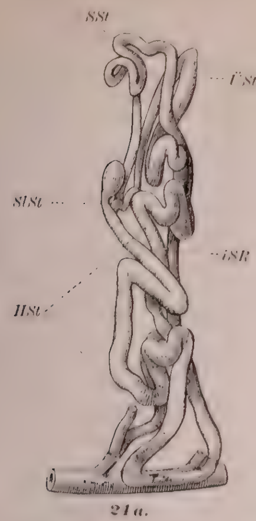
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



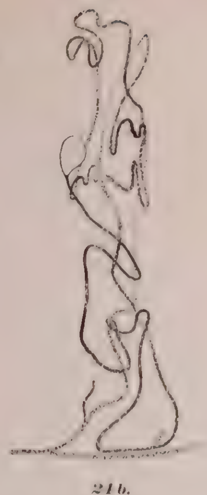
27.



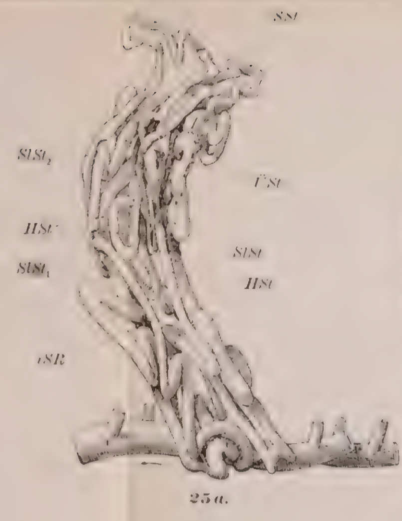
28.



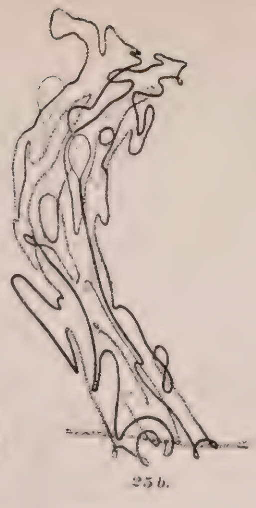
24 a.



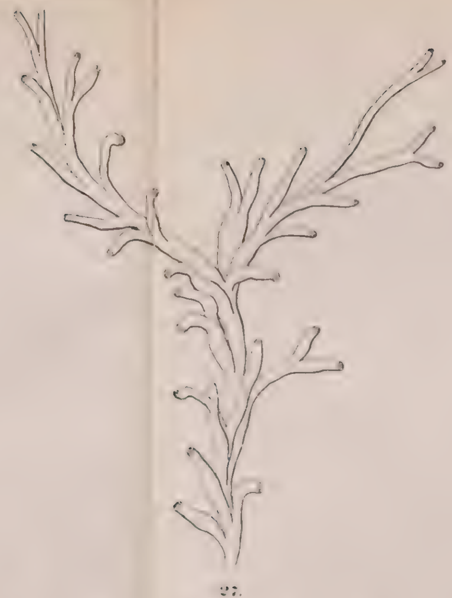
24 b.



25 a.



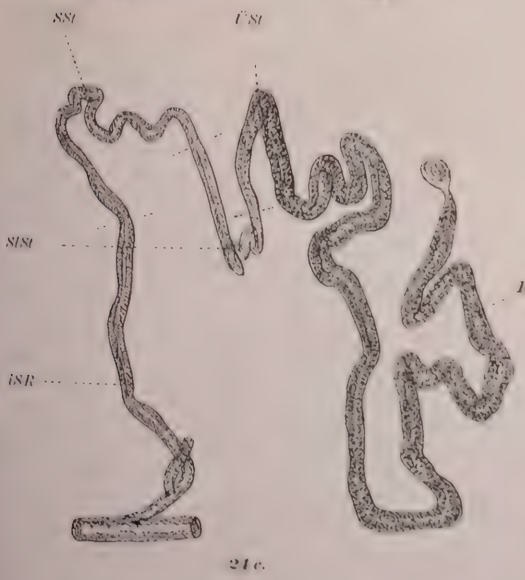
25 b.



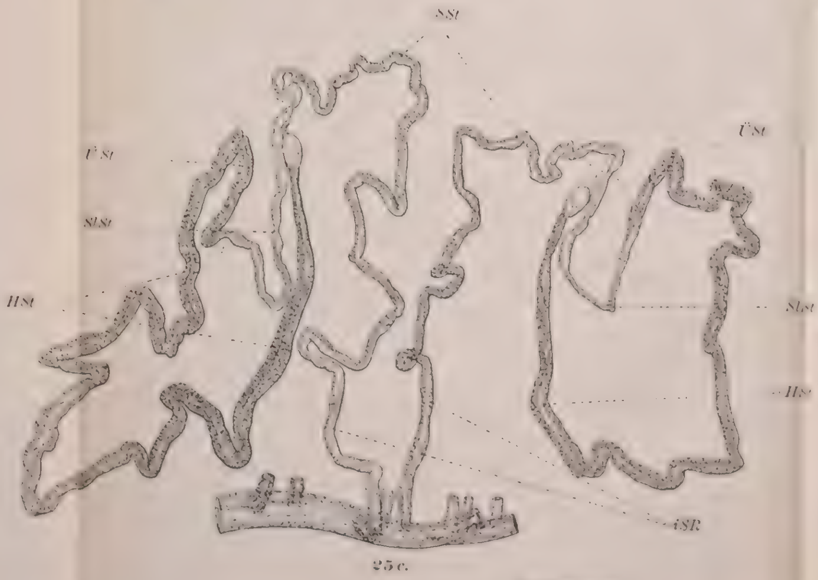
27.



26.



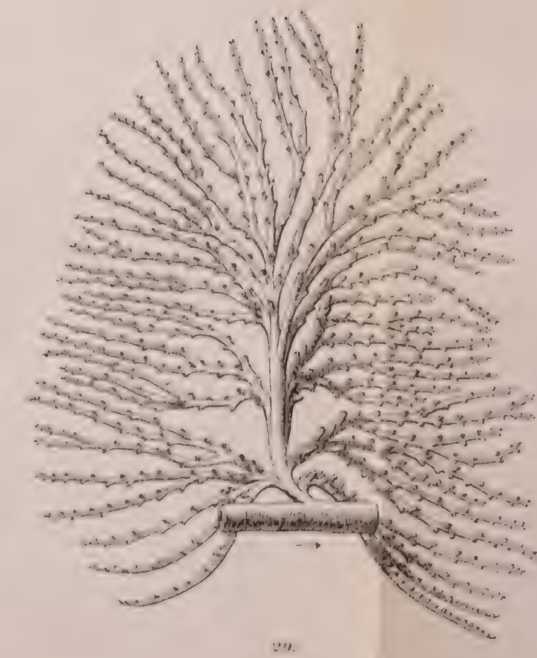
24 c.



25 c.



28.



29.

Schlangen.

Zarnik del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Üs

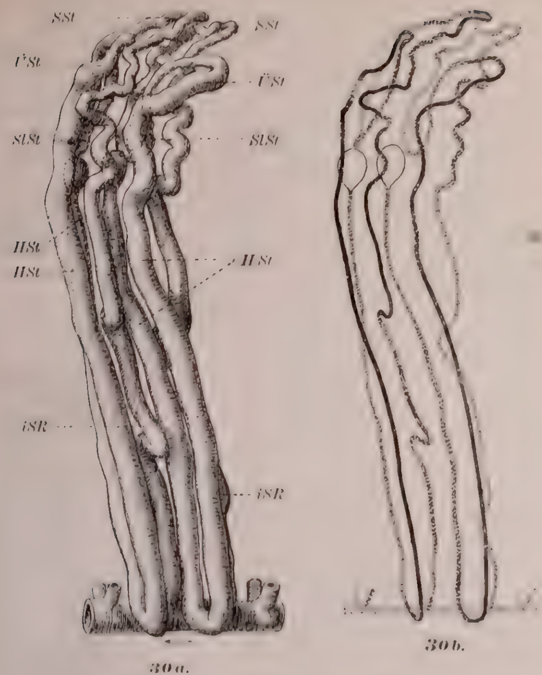
Sls

32.

HS
HS

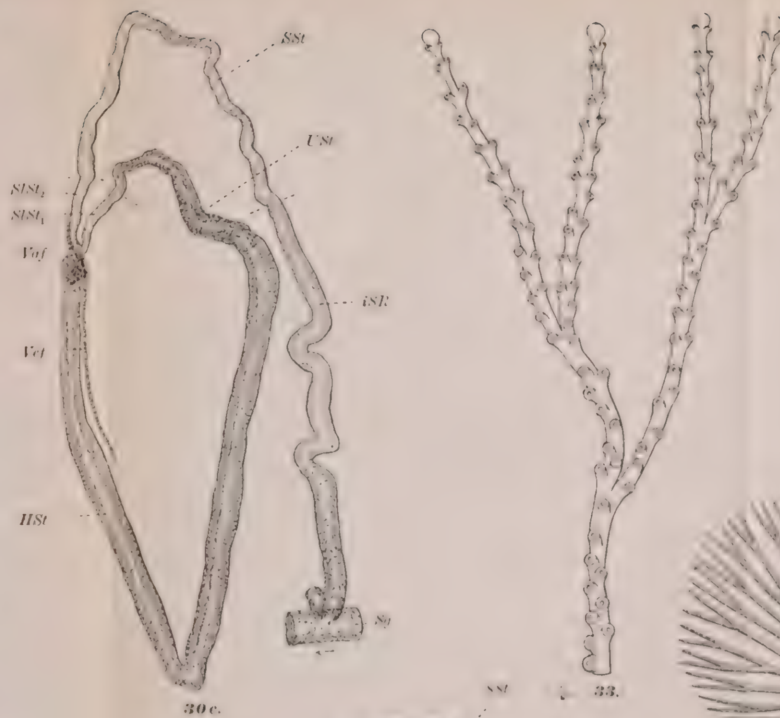
iS

34.



30a.

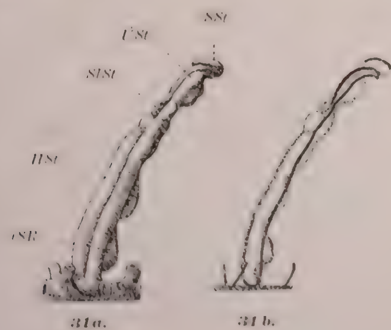
30b.



30c.

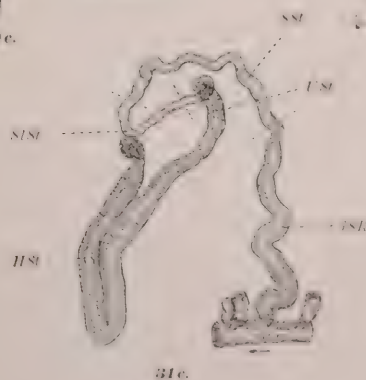
33.

32.



31a.

31b.



31c.

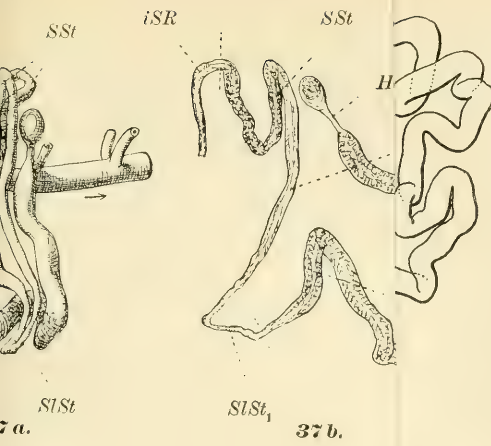


34.

Krokodil.

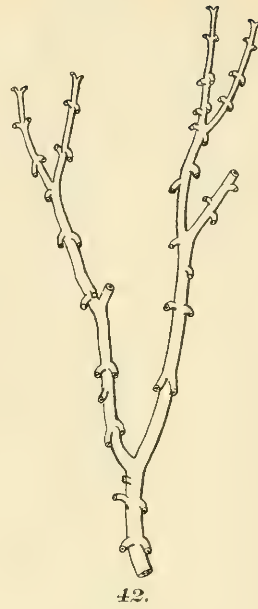
Zarnik del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

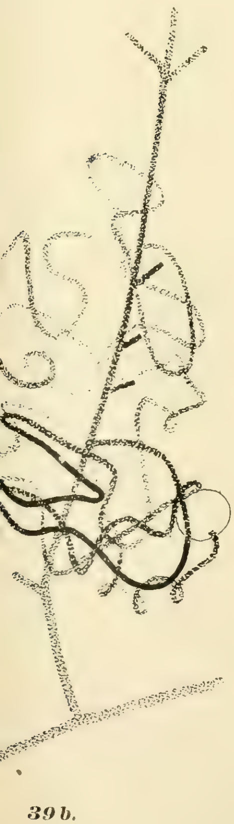


7 a.

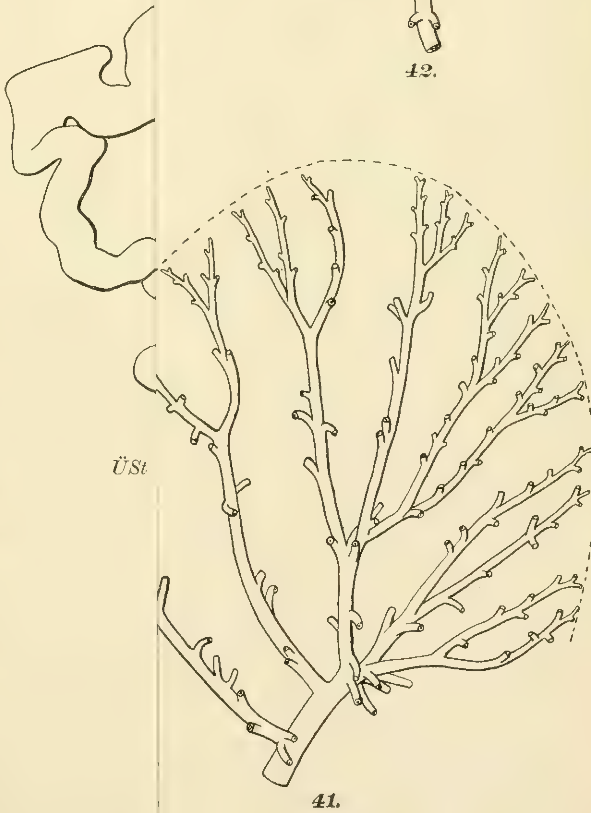
37 b.



42.



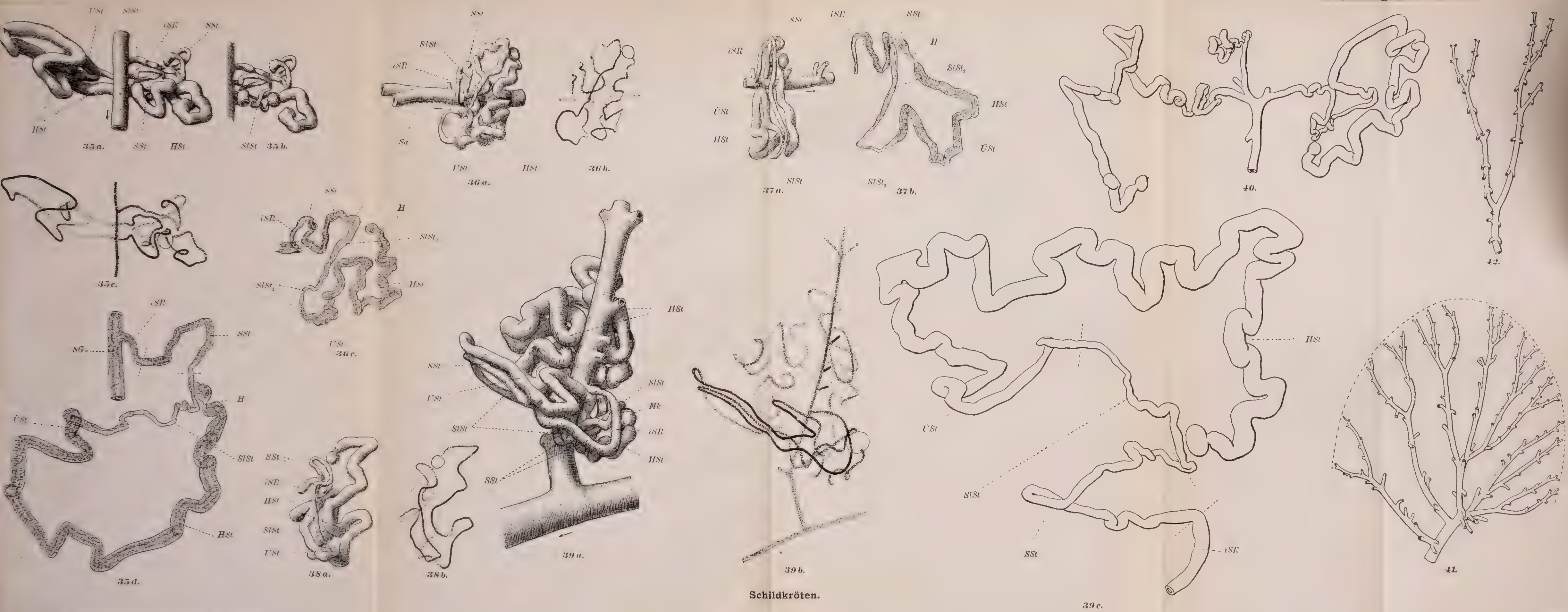
39 b.



41.

ldkröten.

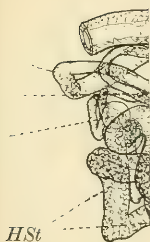
stav Fischer in Jena.



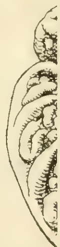
Schildkröten.

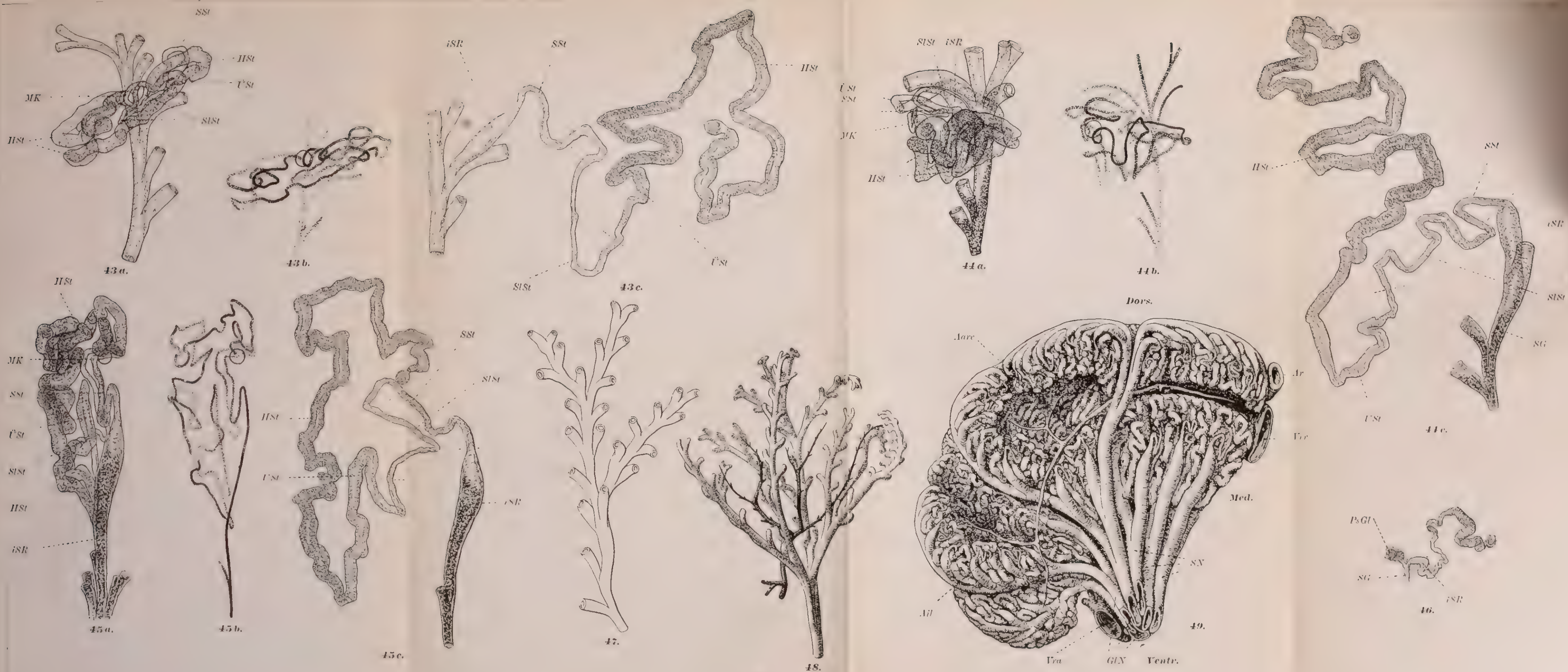
Zarnik del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.


SlSt
HSt




Ail



Platydactylus.

Zarnik del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lat.

50.
Eidechse.

Sg

V.ra.

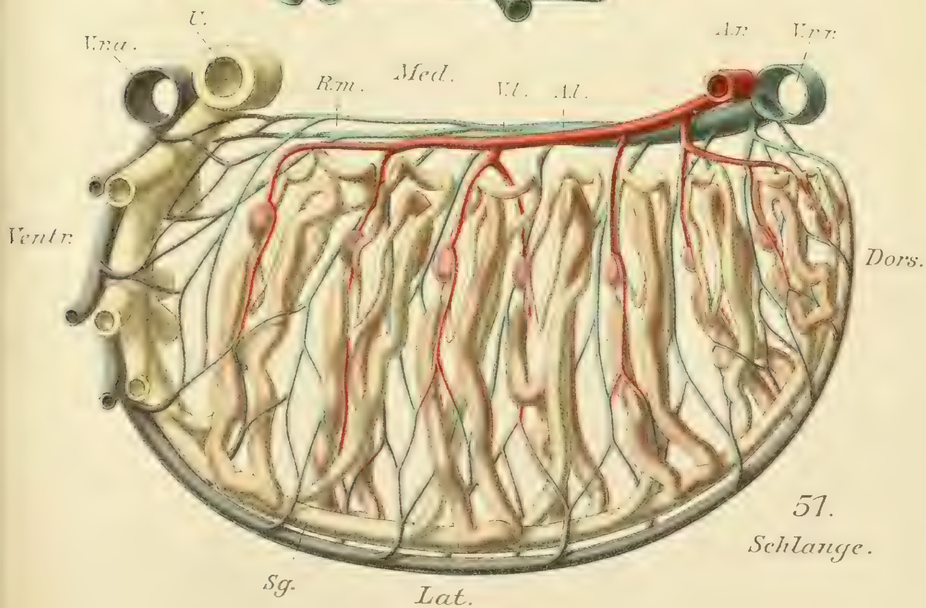
Vl.

Al.

U.

A.ra.

V.r.r.

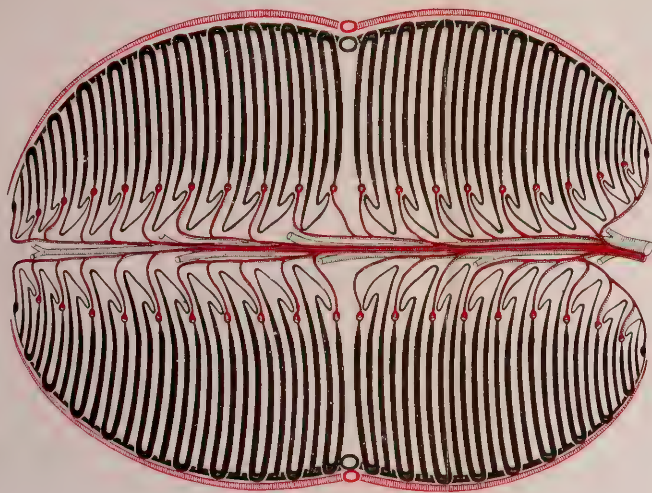


nik del. Verlag von Gustav Fischer in Jena Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

53.



Schildkröte.



Krokodil.



Schildkröte.

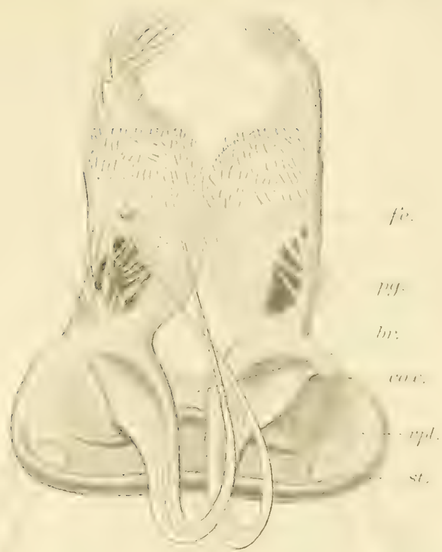


Fig. 12.

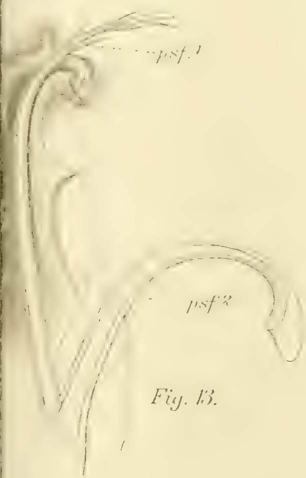


Fig. 13.

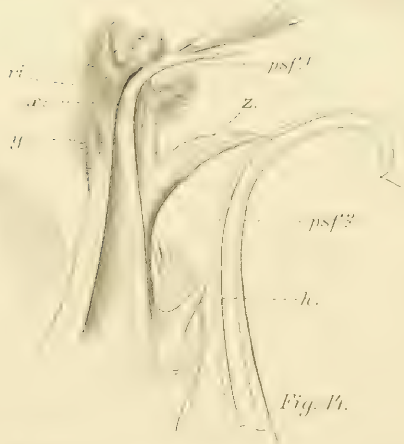


Fig. 14.

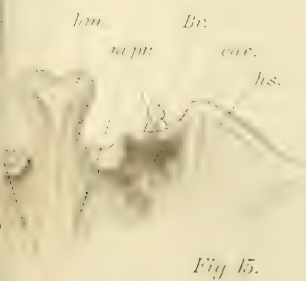


Fig. 15.

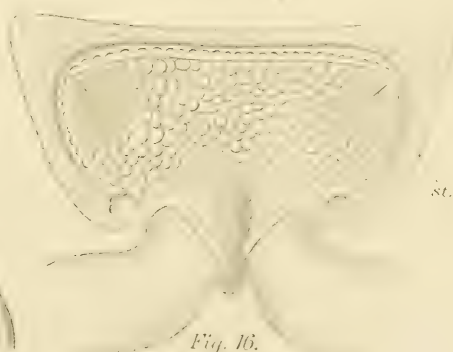
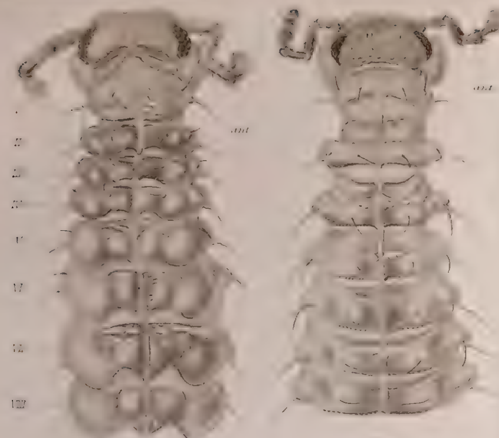


Fig. 16.


Fig. 1. Fig. 2.

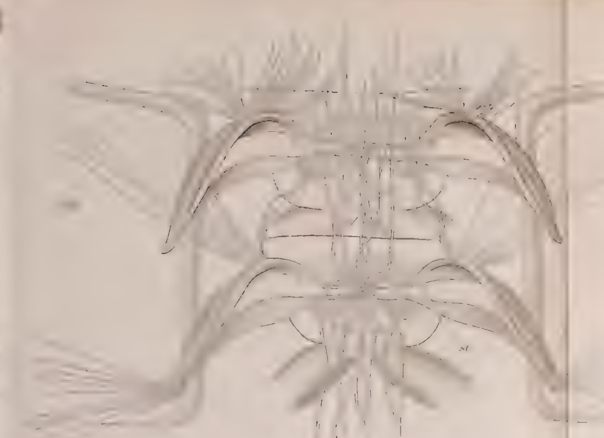
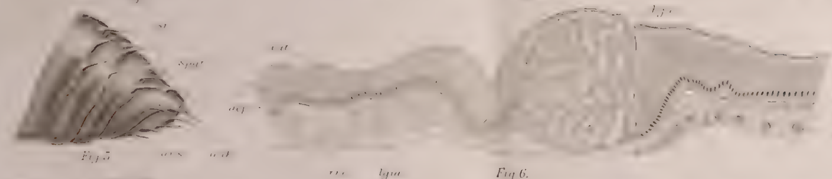
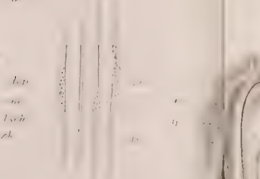
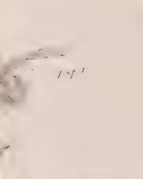

Fig. 3.


Fig. 12.


Fig. 5. Fig. 6.


Fig. 4.



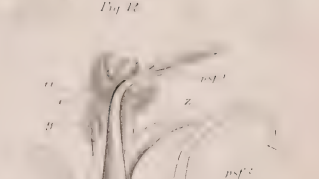
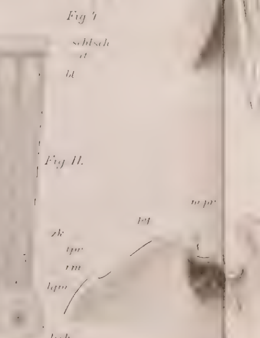

Fig. 13. Fig. 14.


Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9. Fig. 10.


Fig. 11.

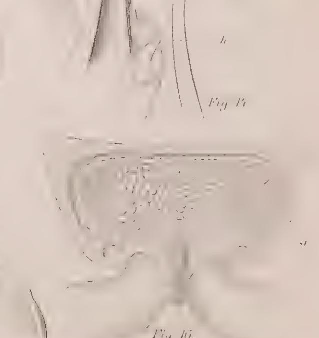

Fig. 15. Fig. 16.



Fig. 28.



Fig. 29.



Fig. 30.



Fig. 17. Fig. 18. Fig. 19. Fig. 20. Fig. 21. Fig. 22. Fig. 23. Fig. 24. Fig. 25. Fig. 26. Fig. 27. Fig. 28. Fig. 29. Fig. 30.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. A. Wesser, Jena.

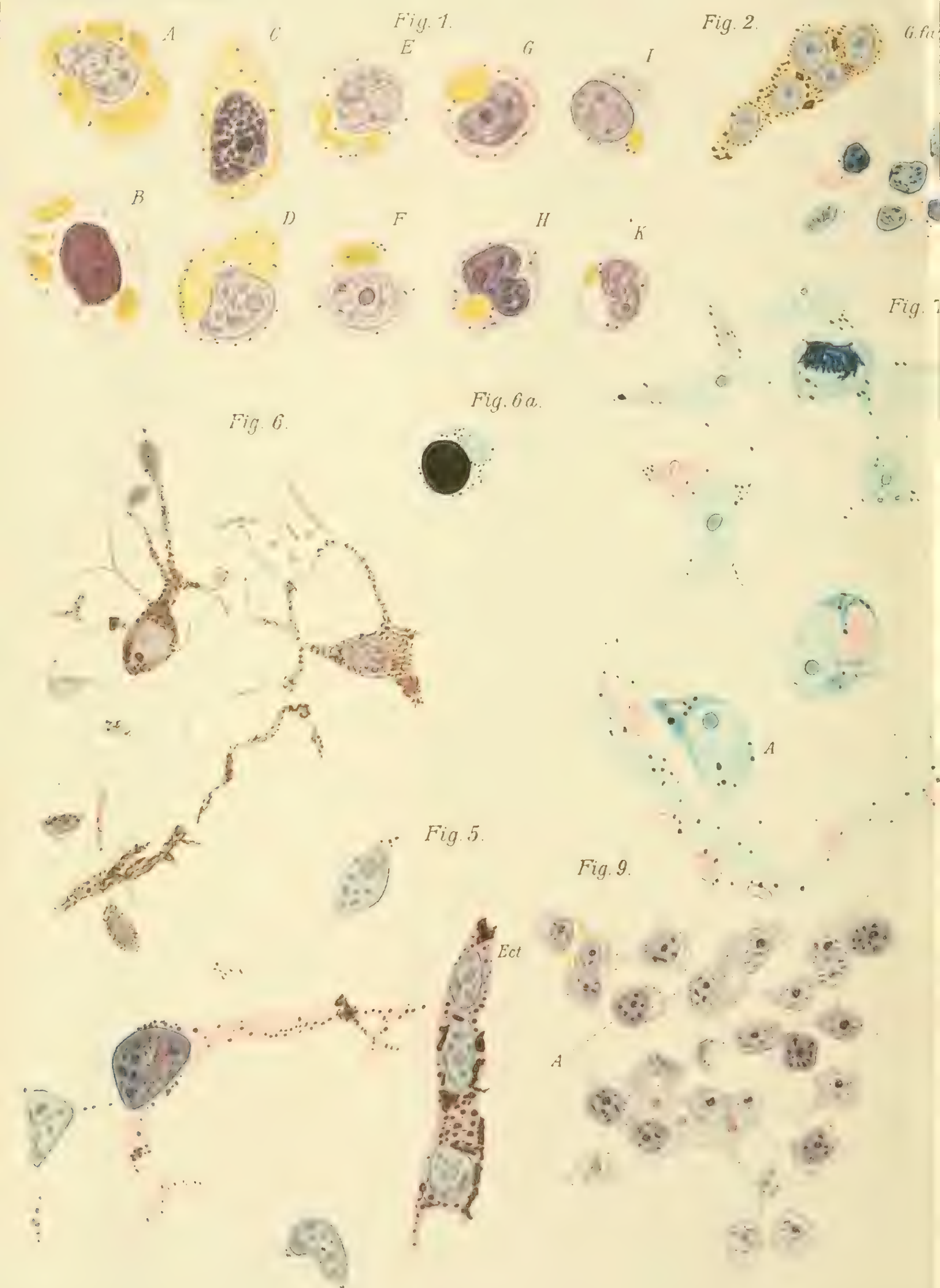

Fig. 1.
A
C
E
G
I
B
D
F
H
K
Fig. 2.
Fig. 6a.
Fig. 6.
Fig. 5.
Fig. 9.
Ect
A
A

Fig. 3.

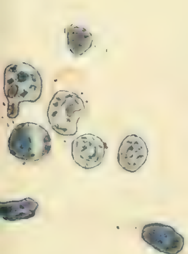
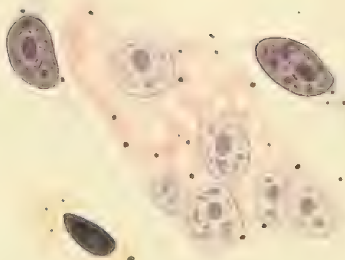


Fig. 4.





Fig. 10.

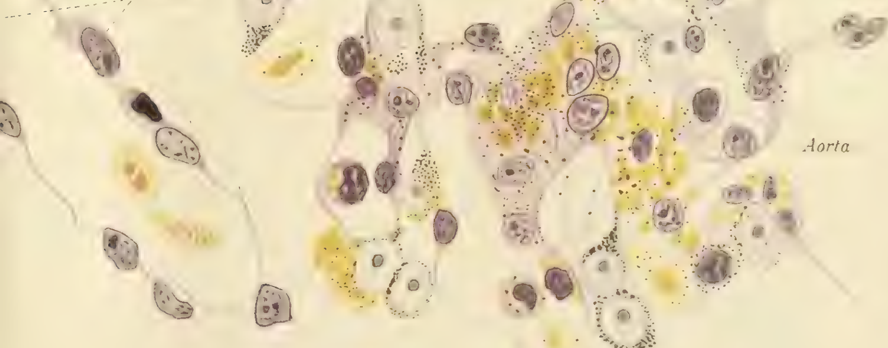




8.

Fig. 11.

Fig. 8a.

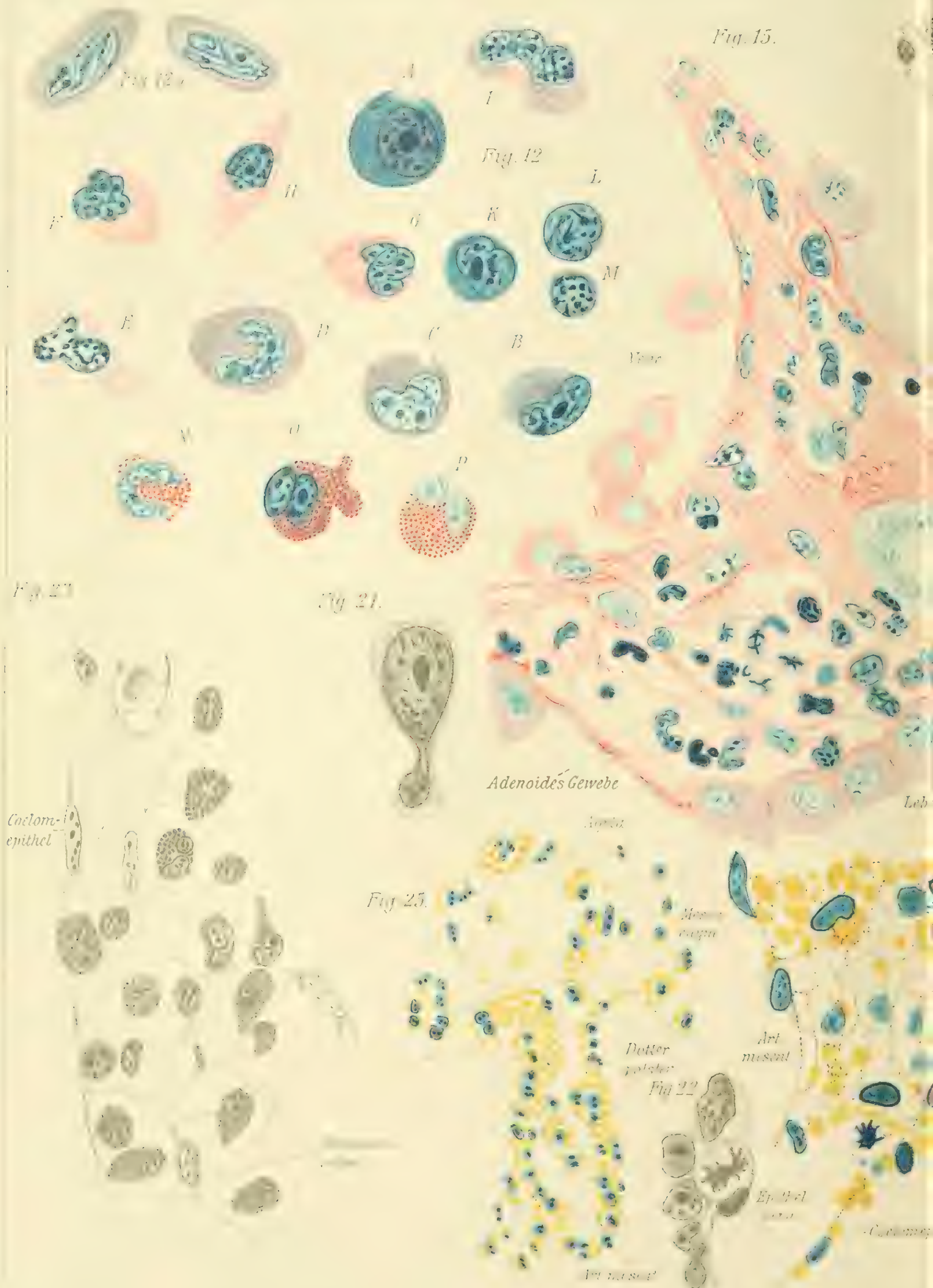


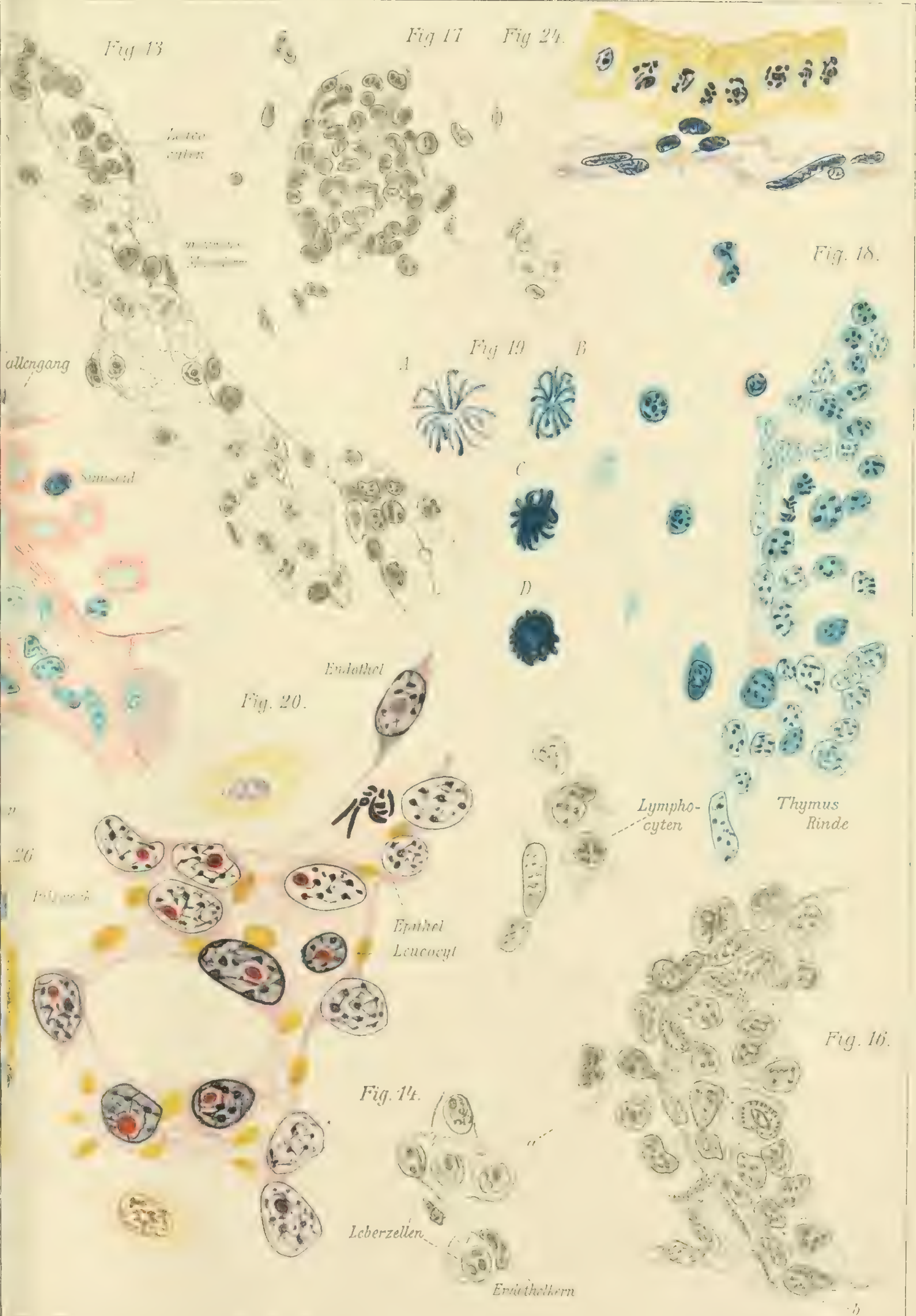
in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



Mietens gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.


Fig. 15.
Fig. 12.
A
I
L
H
F
G
K
M
E
D
C
B
N
O
P
Fig. 21.
Adenoides Gewebe
Coelom-
epithel
Fig. 23.
Fig. 22.



...ner in Jena.
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Fig 12a

Fig 12

A

I

L

H

K

M

F

G

E

D

C

B

N

O

P

Fig 15

Fig 13

Fig 17

Fig 24

Fig 18

Fig 19

Sinusoid

Endothel

Fig 20

Fig 23

Fig 21.

Adenoides Gewebe

Leberzellen

Aorta

Fig 26

Fig 25

polster

Fig 22

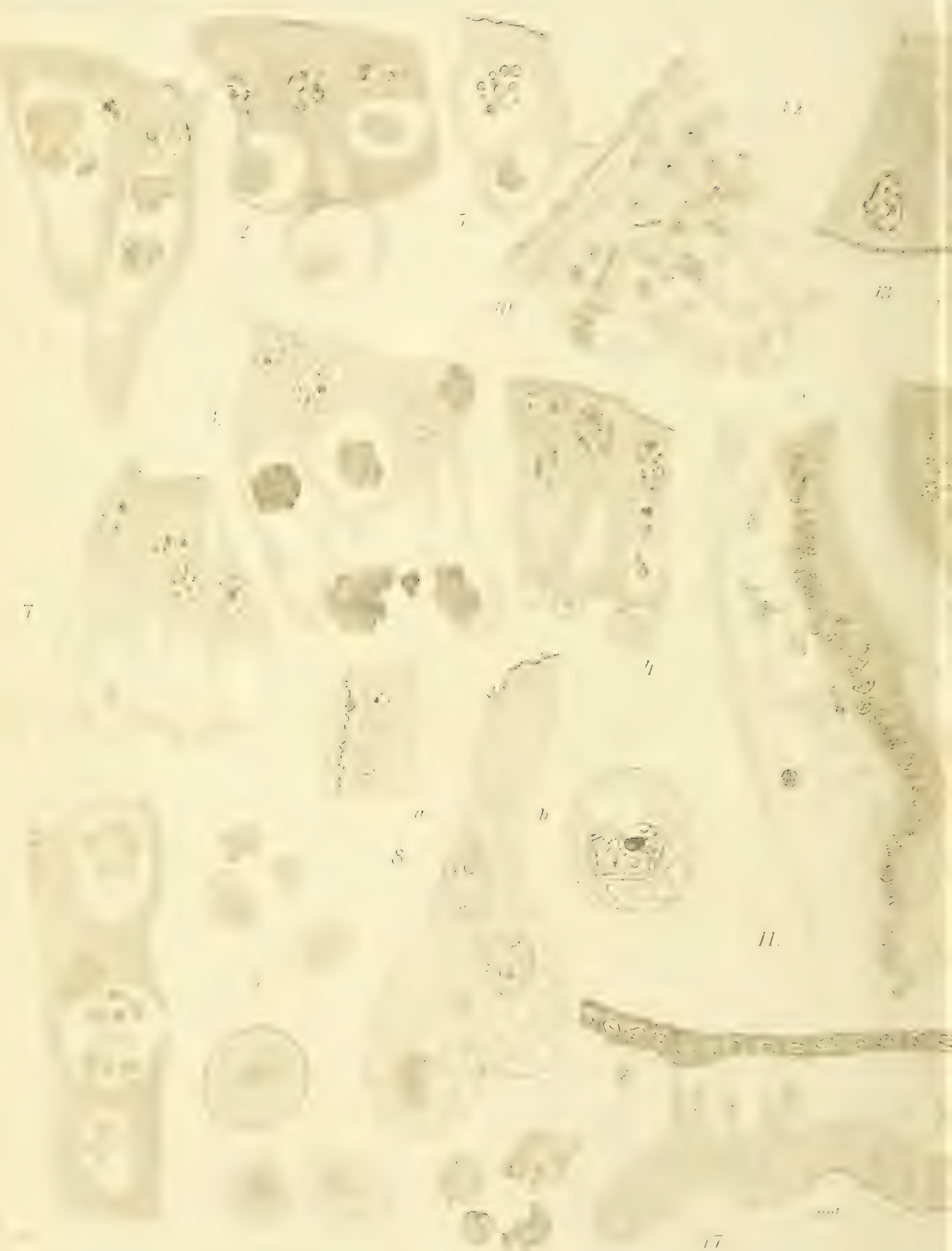
kern.

Coelomepithel

Fig 14.

Leberzellen

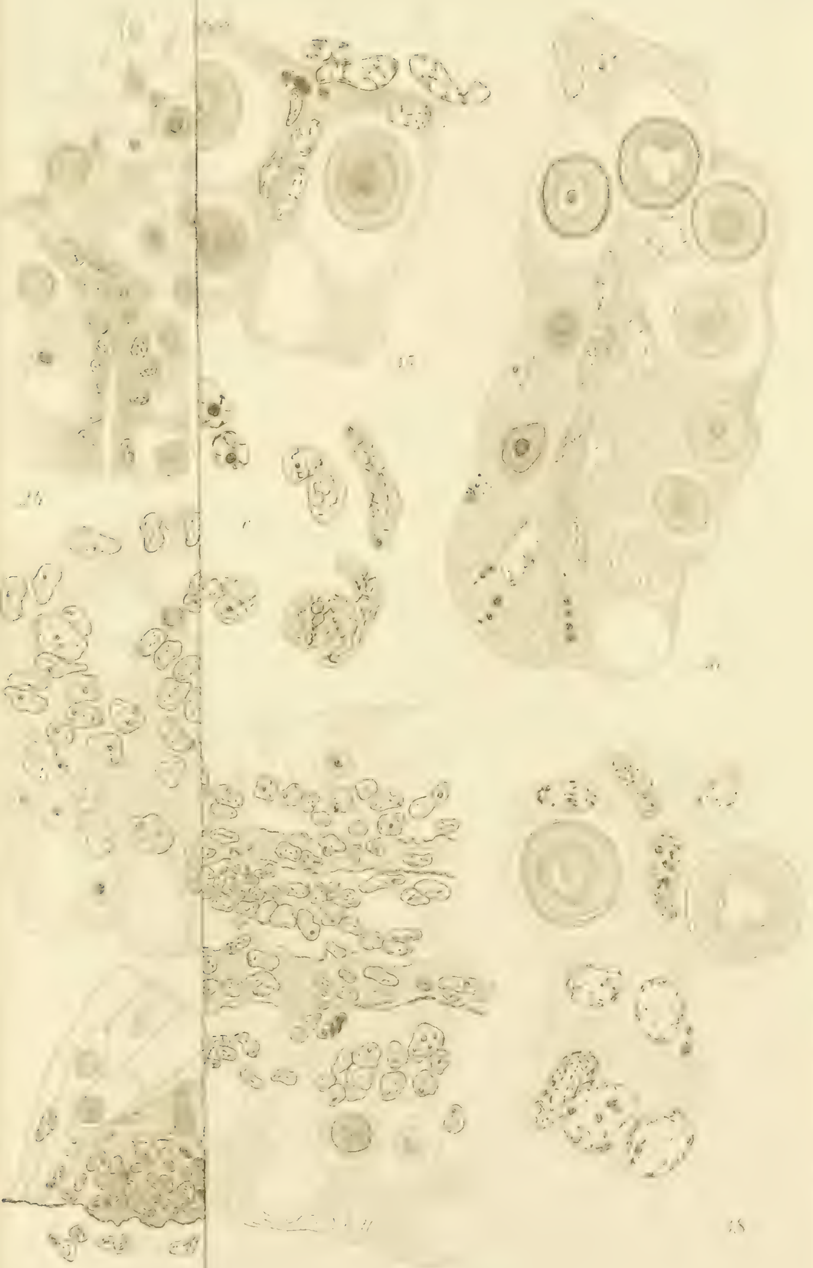
Fig 16



Gustav

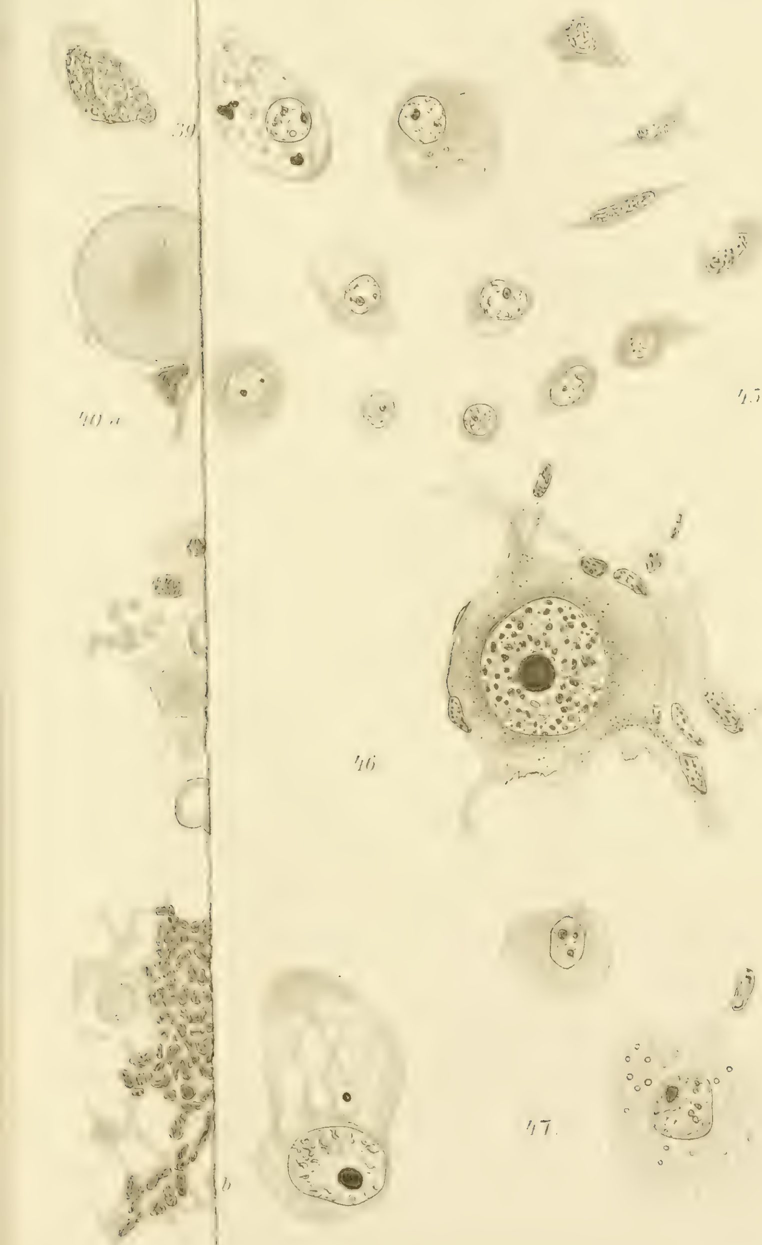

12
14
20
16
15
23
22





Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

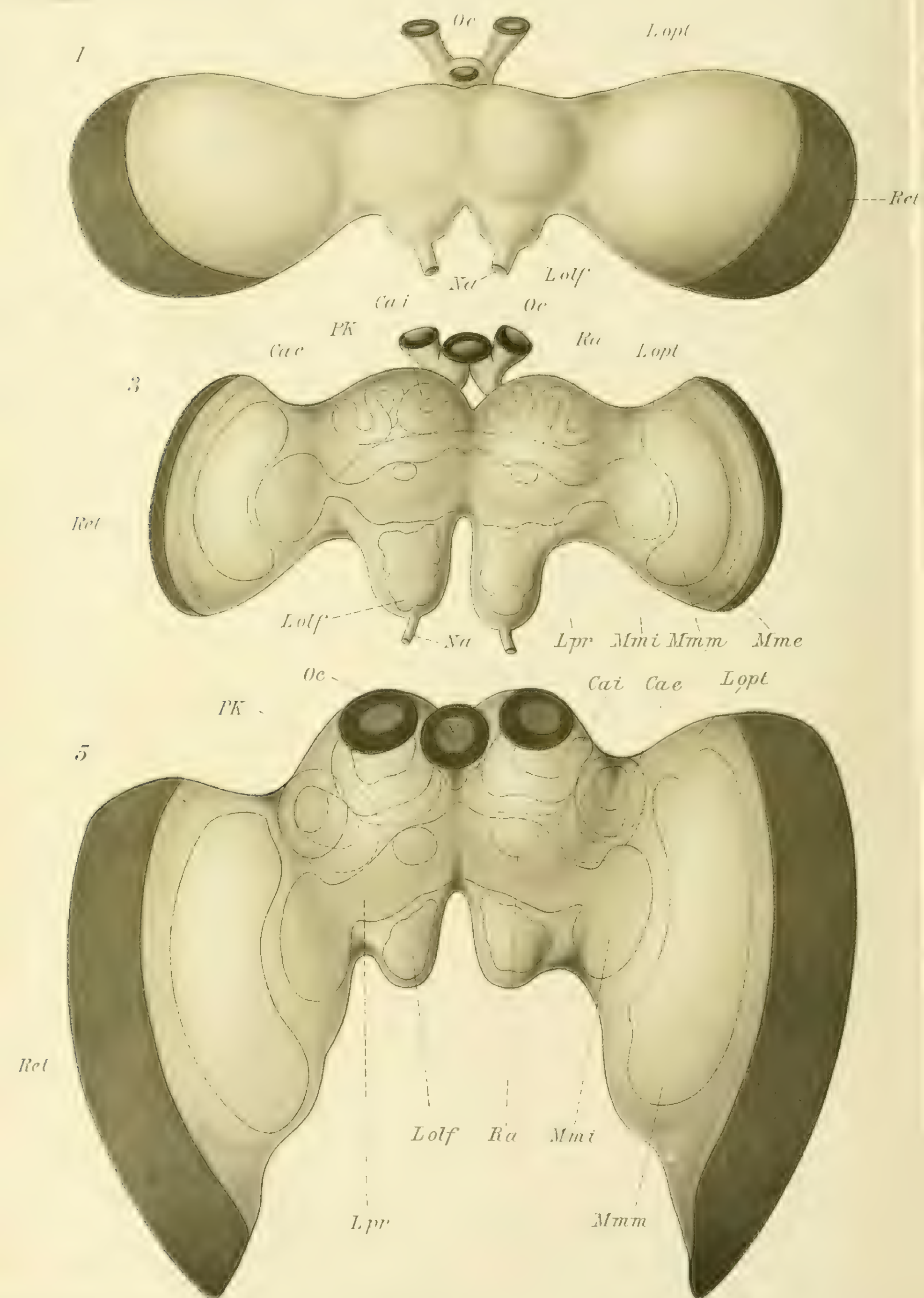




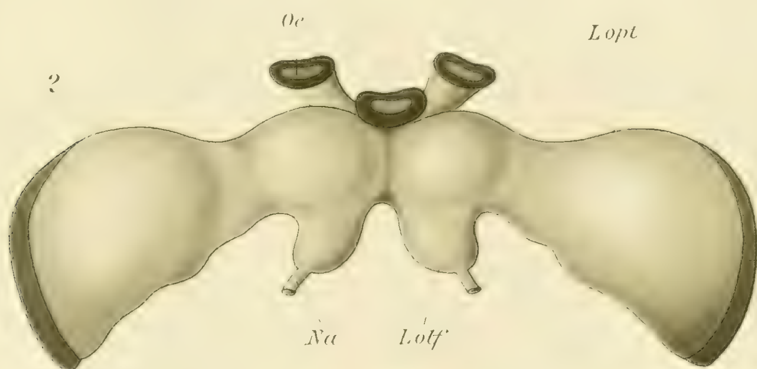
Krahelska gez.

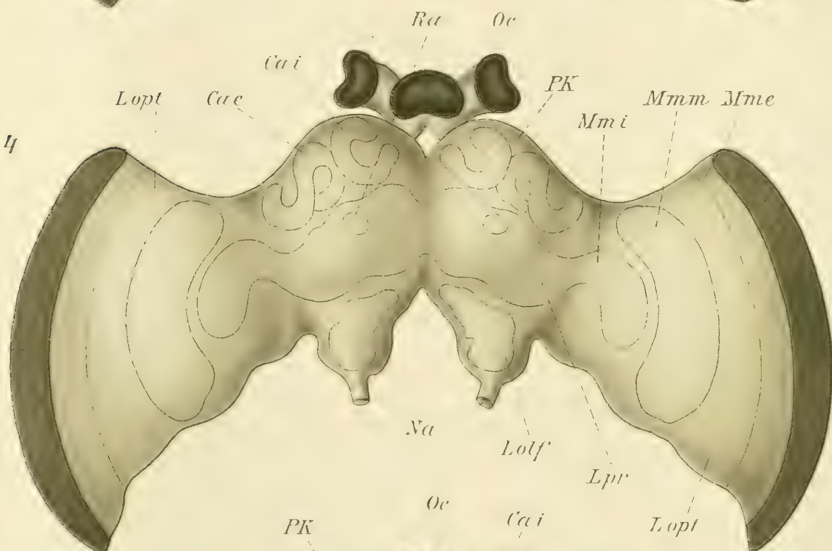
Lith. Anst. v. Johannes Arndt Jena.

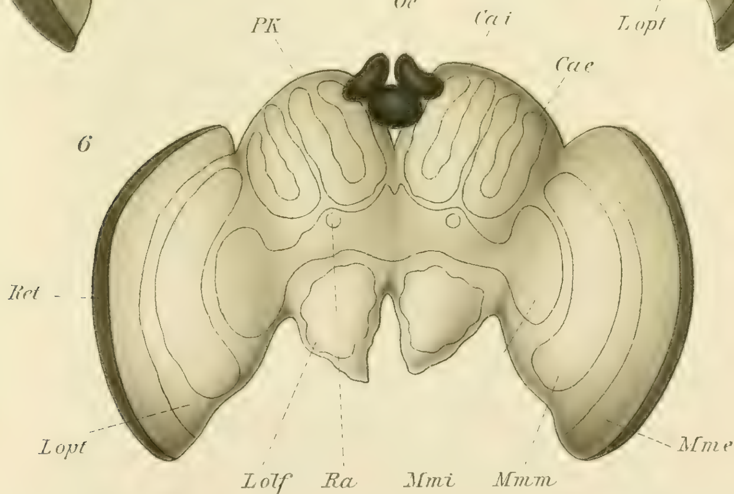




Verlag von Gust

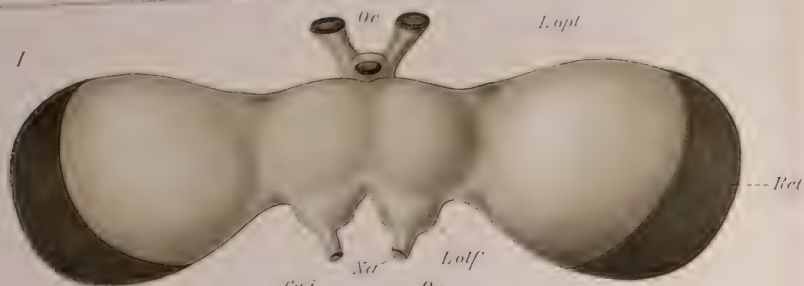


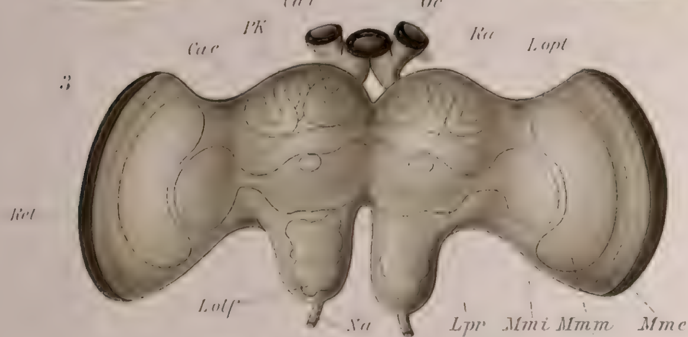


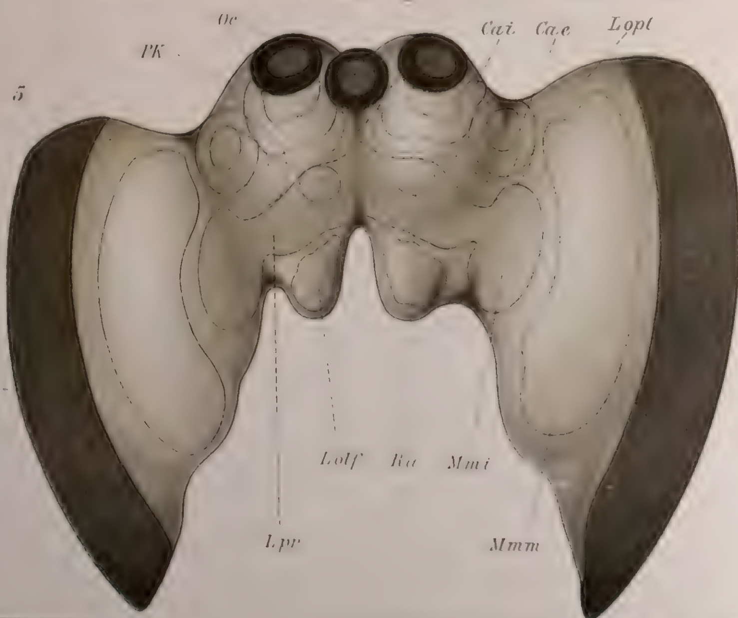


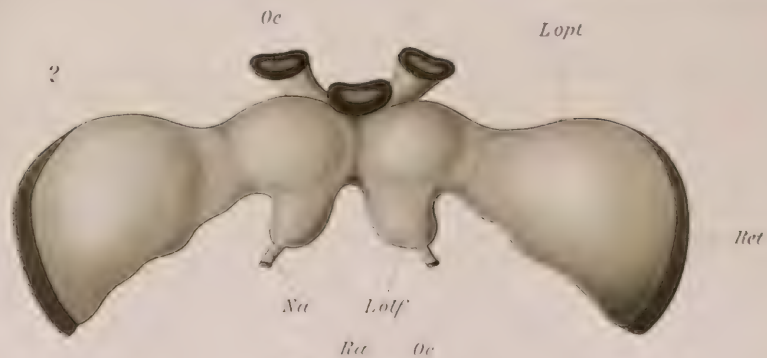
cher in Jena

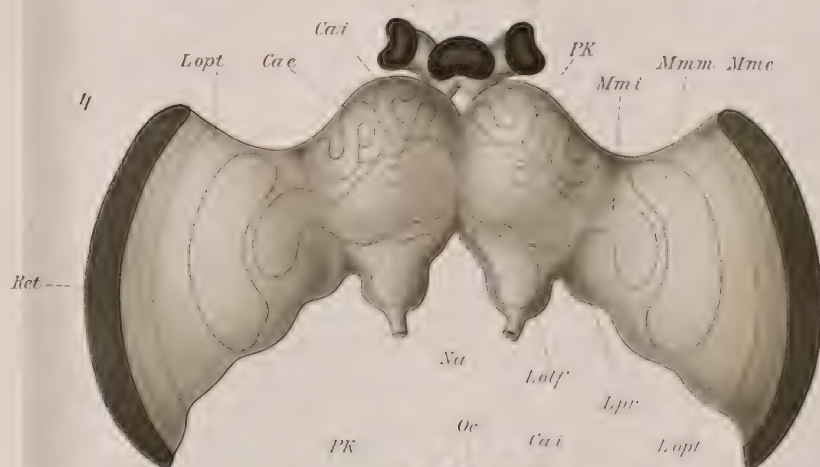
Lith.Anst.v.E.A.Funke,Leipzig.

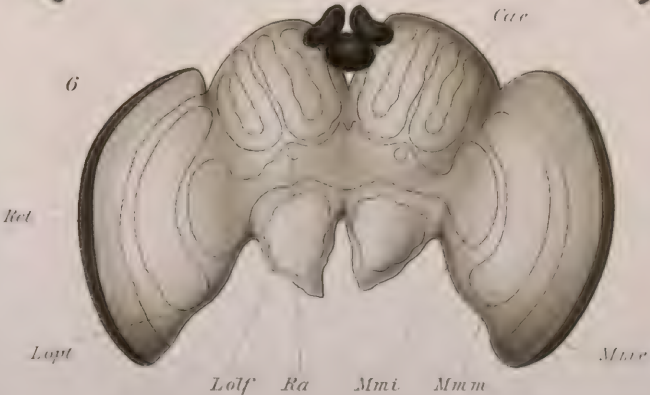

1
Oc
Lopt
Ret
Na
Lolf

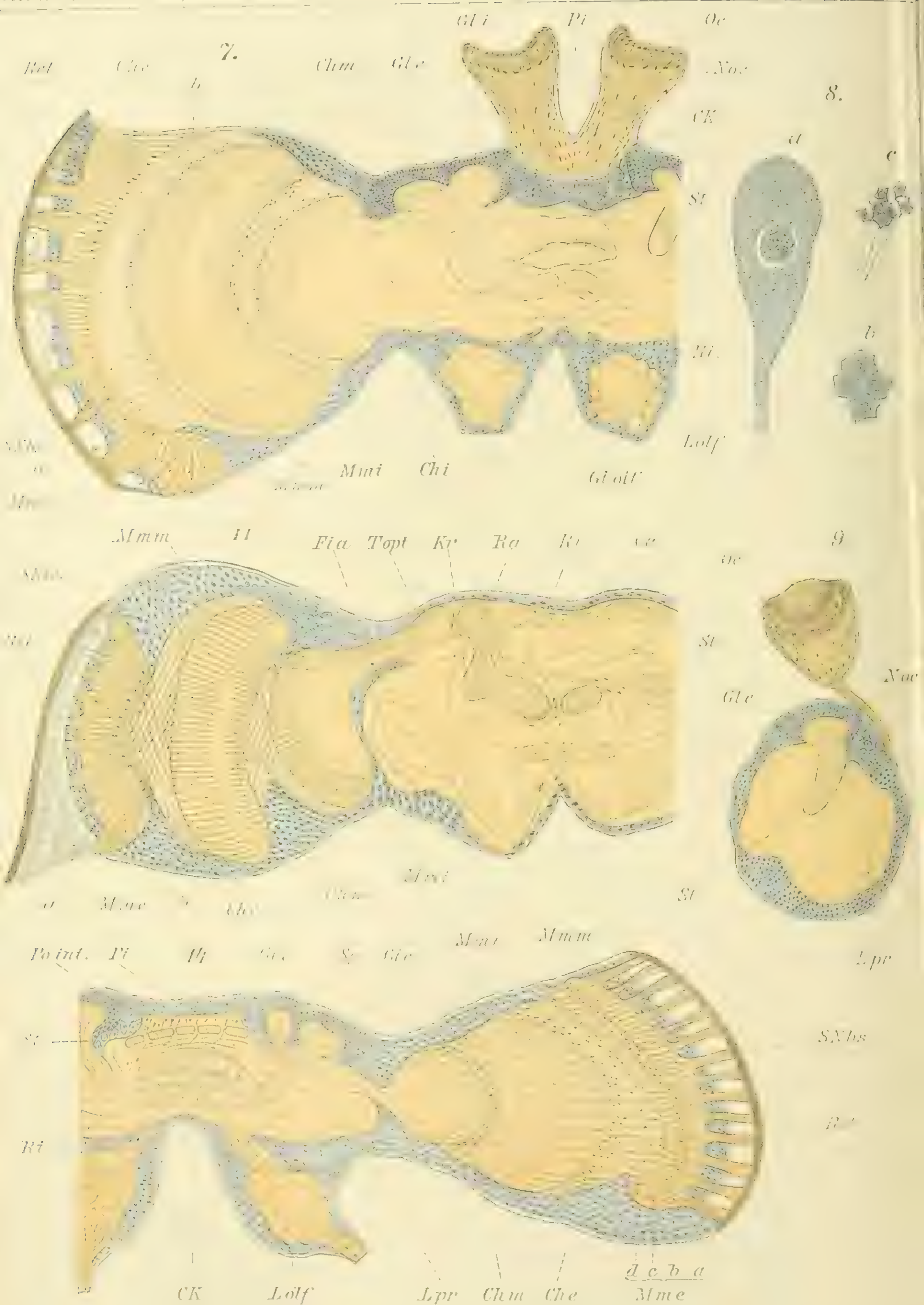

3
Cai
Oc
PK
Ra
Cae
Lopt
Ret
Lolf
Na
Lpr
Mmi
Mmm
Mme


5
Oc
PK
Cai
Cae
Lopt
Ret
Lolf
Ra
Mmi
Lpr
Mmm


2
Oc
Lopt
Ret
Na
Lolf


4
Ra
Oc
Cai
Lopt
Cae
PK
Mmm
Mme
Mmi
Ret
Na
Lolf
Lpr


6
Oc
PK
Cai
Lopt
Cae
Ret
Lopt
Lolf
Ra
Mmi
Mmm
Mme


7.
Gl i
Pi
Oe
Ret
Chm
Gle
Noe
8.
CK
a
c
St
b
Ri
Lolf
Mmi
Chi
Gl olf
Mmm
H
Fia
Topt
Kr
Ra
Ri
9
Oe
St
Noe
Gle
Mme
Che
Mmi
St
Mme
Mmm
Pa int.
Pi
Lpr
SNbs
Ri
CK
Lölf
Lpr
Chm
Che
d c b a
Mme

12

CK

Oe

Gli

Gle

Lpr

Mmm Mmi

Lolf

Si

13

Rei

SNbs

Mmi Mmm Mme

15

Rei

CK Lpr Chm Mmm Mme SNbs

Chi

16

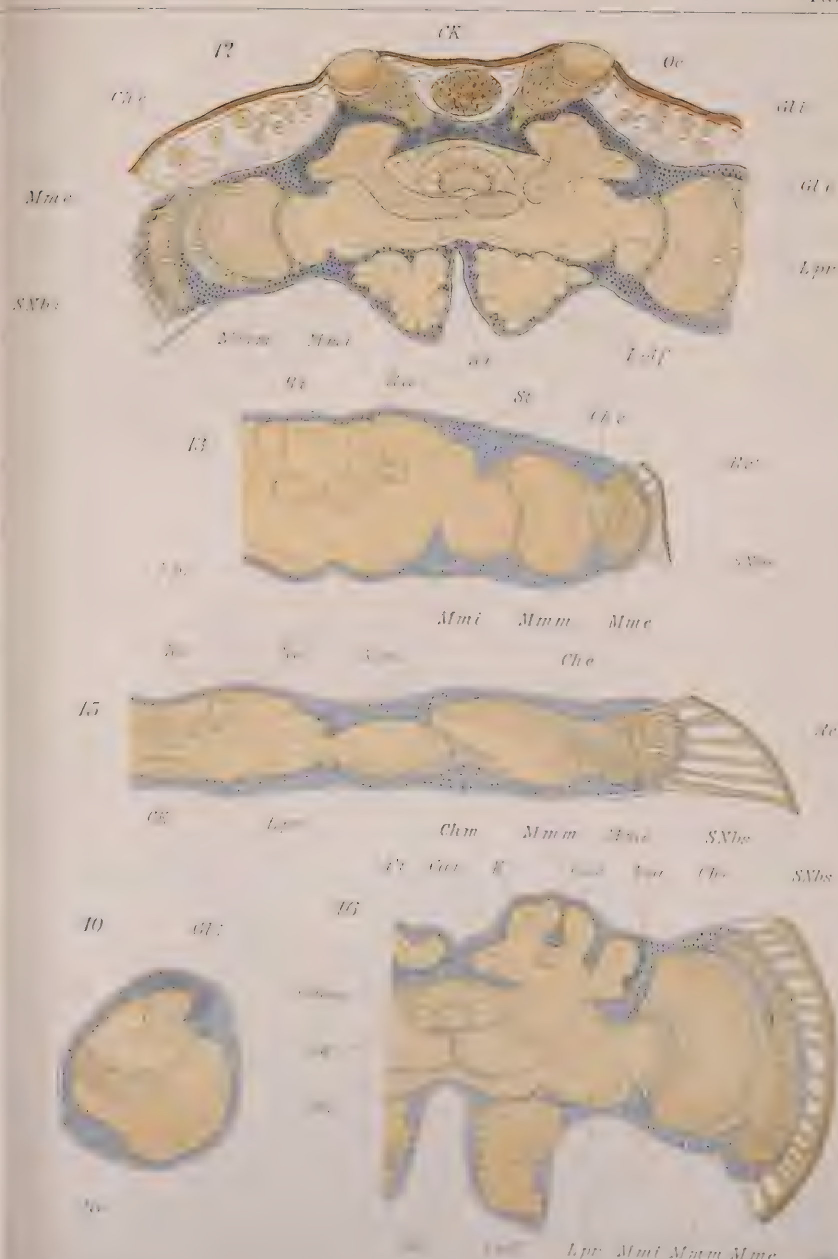
10

Gl

Kr Lolf Lpr Mmi Mmm Mme Rei

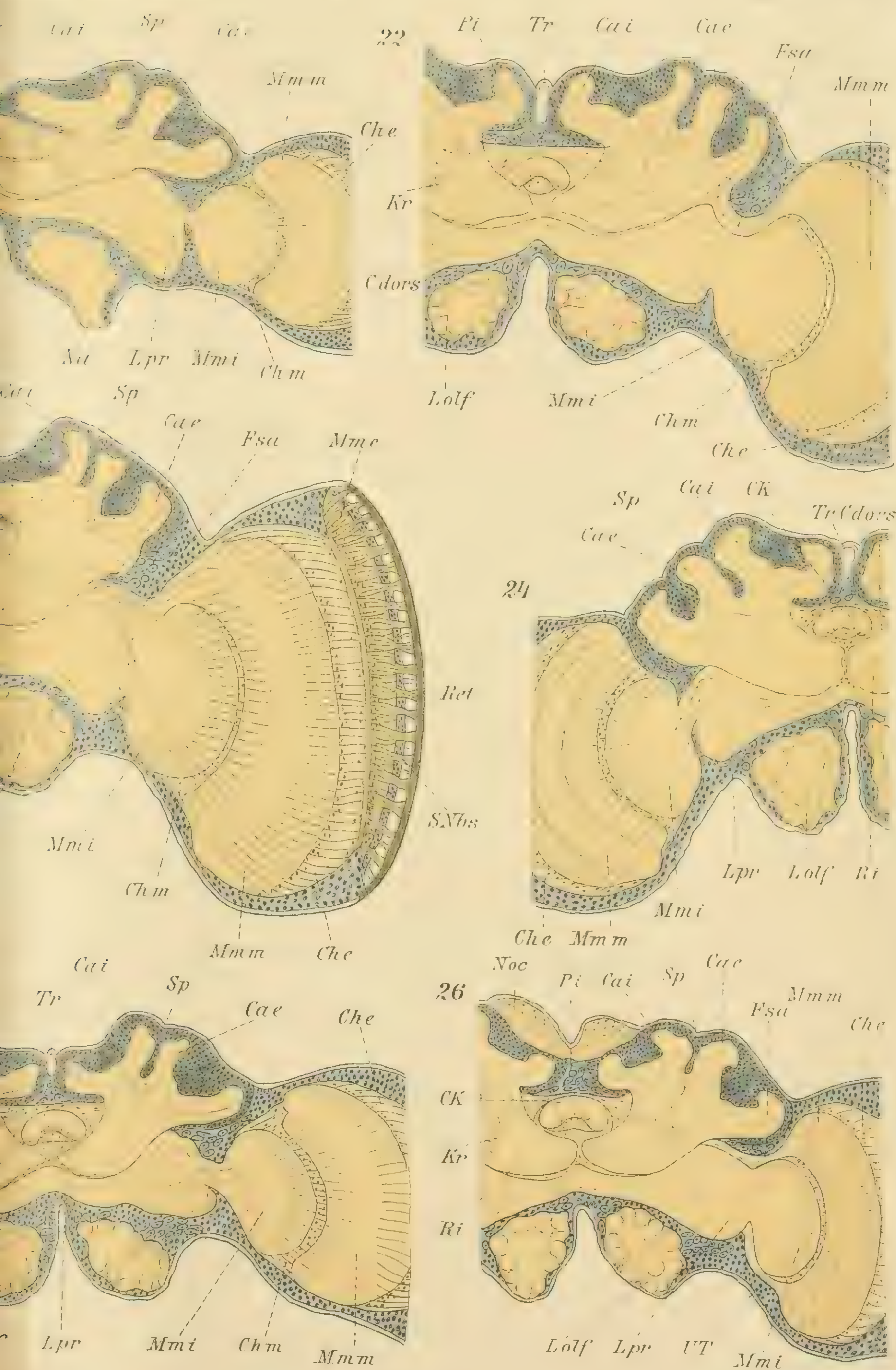
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

7. 8. 9. 11.


12
CK
Oc
Gl i
Gl e
Lpr
Mme
SNbs
L olf
13
Mmi
Mmm
Mme
Che
15
Ret
Chm
Mmm
SNbs
10
16
Lpr
Mmi
Mmm
Mme



Verlag von Gustav



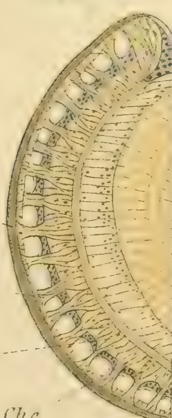
er in Jena

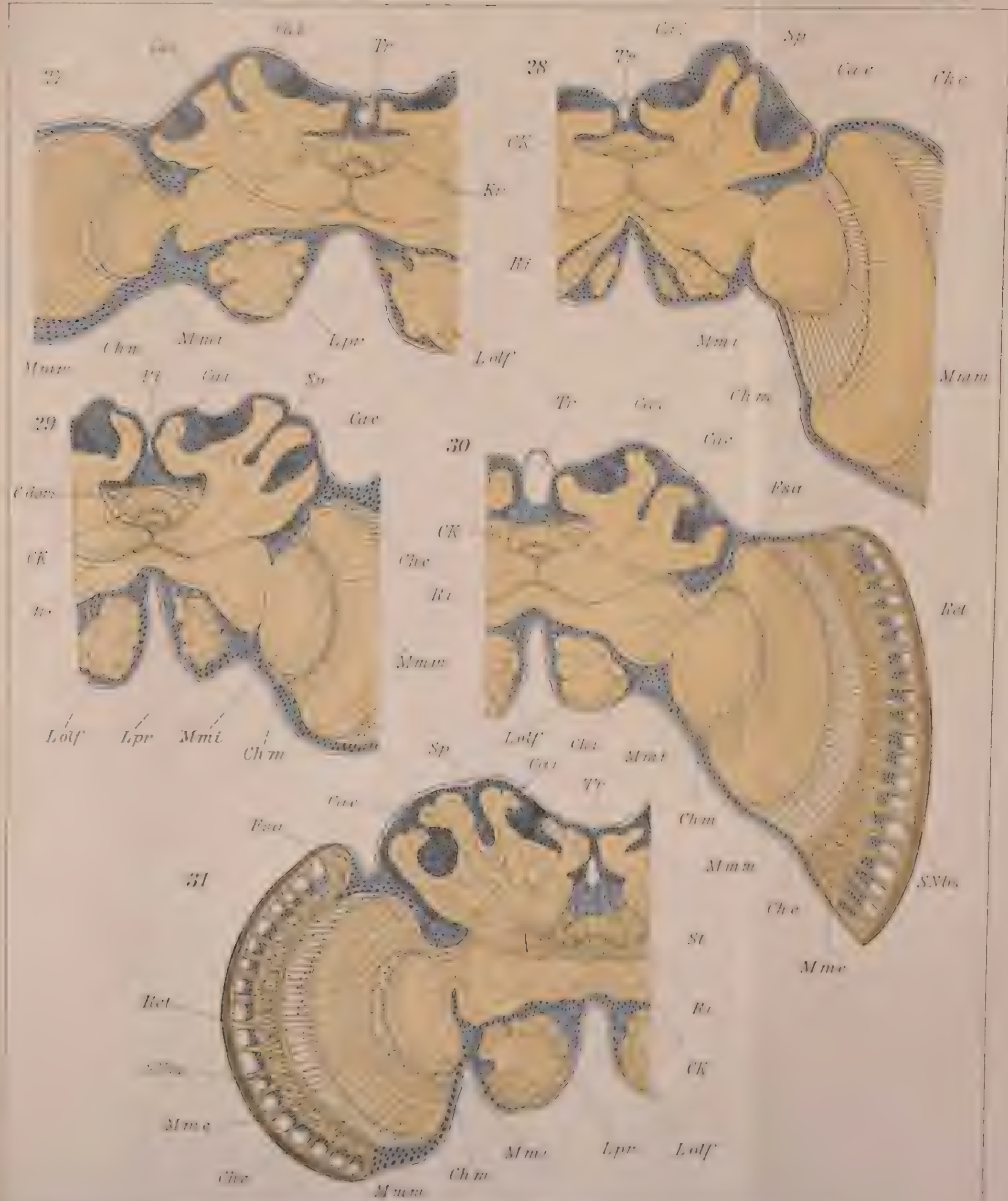
Lith.Anst.v.E.A.Funke,Leipzig.


17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
Ret
Ra
St
Ri
Kr
Mmm
Mmi
Mme
Chm
Che
Chi
Fsa
Fsp
Gl oc
Lpr
SNbs
Noc
Pi
CK
Cai
Cae
Sp
Tr
Lolf
C dors


Cai
Ca
Chm
Mmi
Lpr
Mmm


Pi
Cai
Sp
29
Ca
Cdors
CK
Loif
Lpr
Mmi
Chm

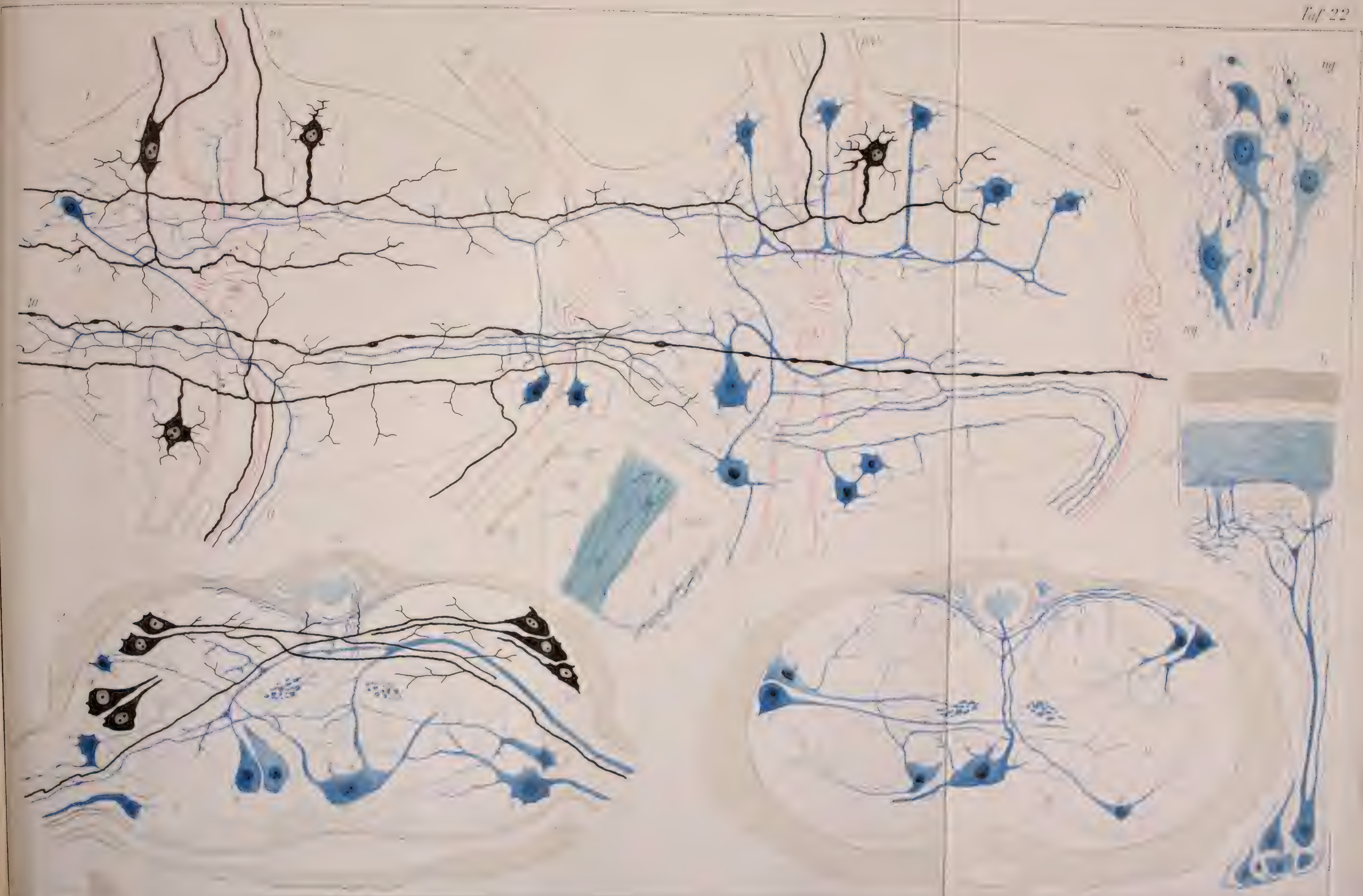

Cae
Fsa
31
Ret
SNbs
Mme
Che

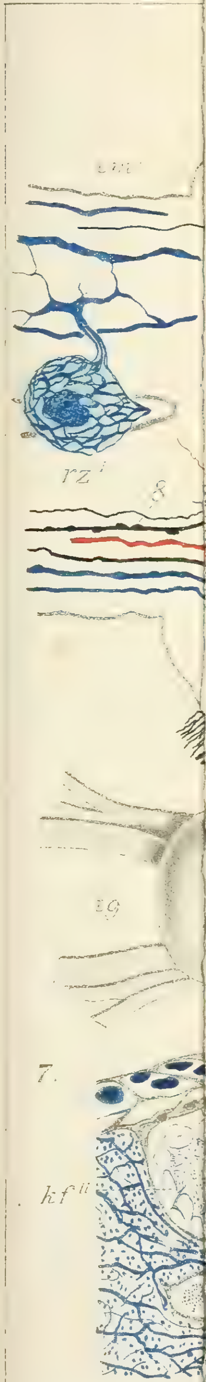


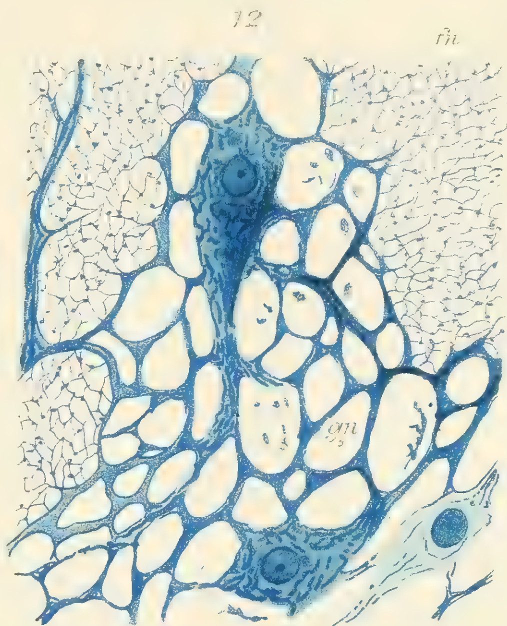
Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anstalt v. E. A. Funke, Leipzig.

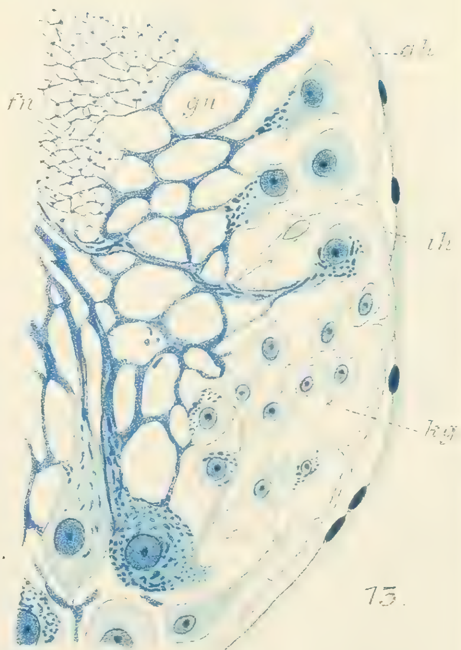


Lith. Anst. v. A. Giltsch Jena.

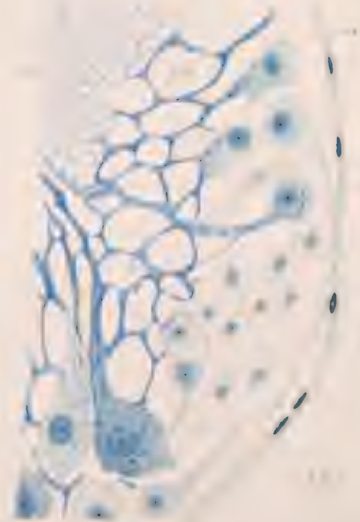


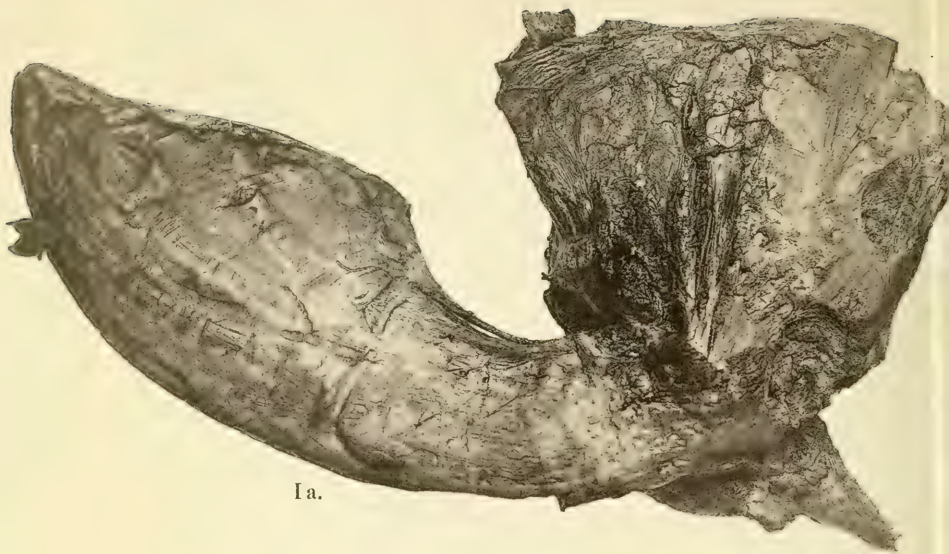

rz
8
ag
aa
7.
kf


12
fn
gn


ah
fn
gn
ih
kg
13.







I a.

I b.



I c.



II.

Fischer in Jena.



I a.



I c.



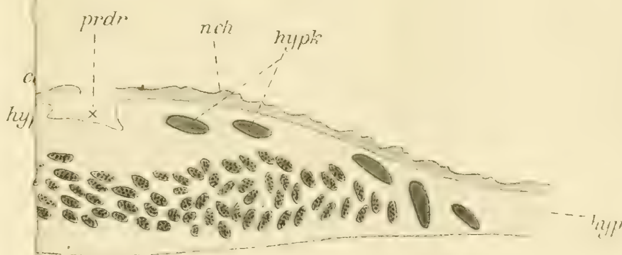
I b.



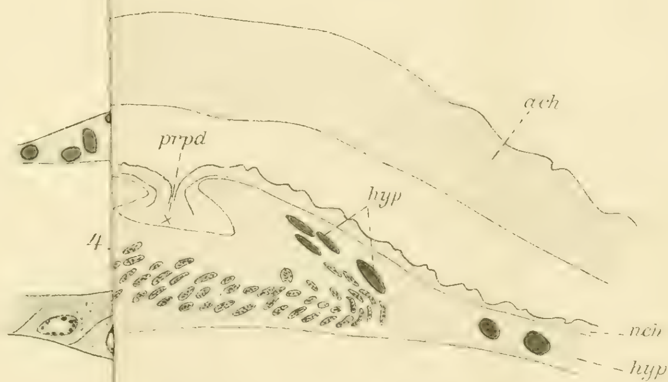
II.

Sterling.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



8.

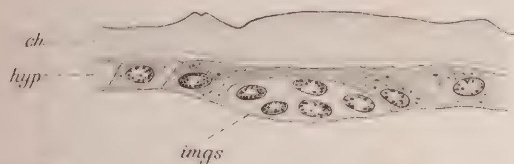


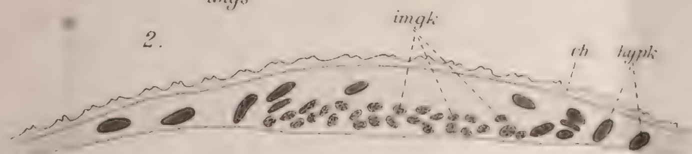
9.

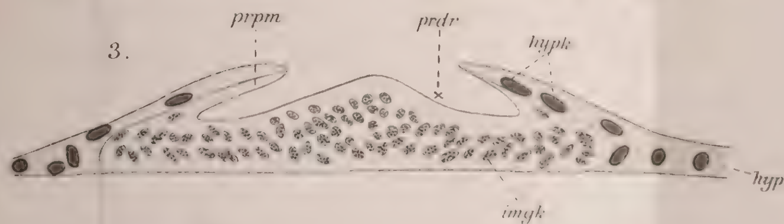


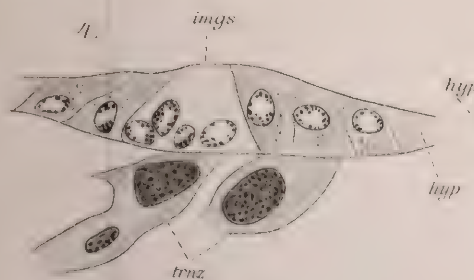
Jusbaschjanz.

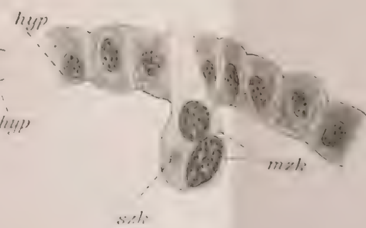
P. Weise, Lith., Jena.

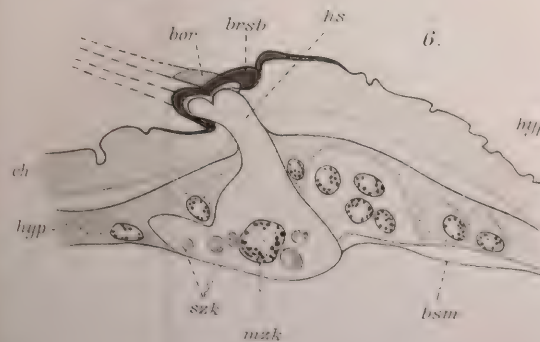


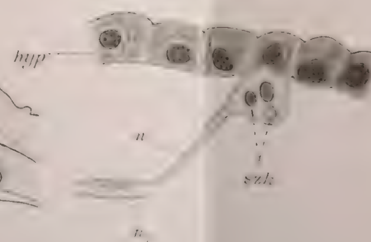


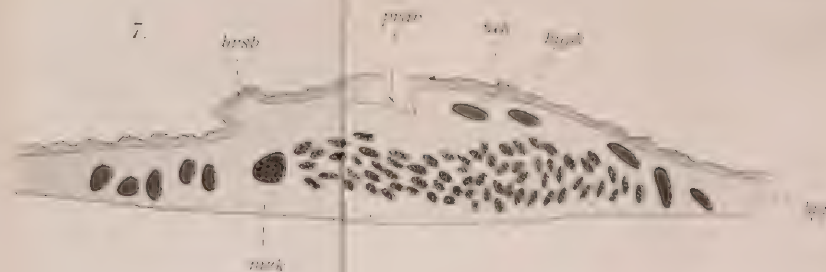








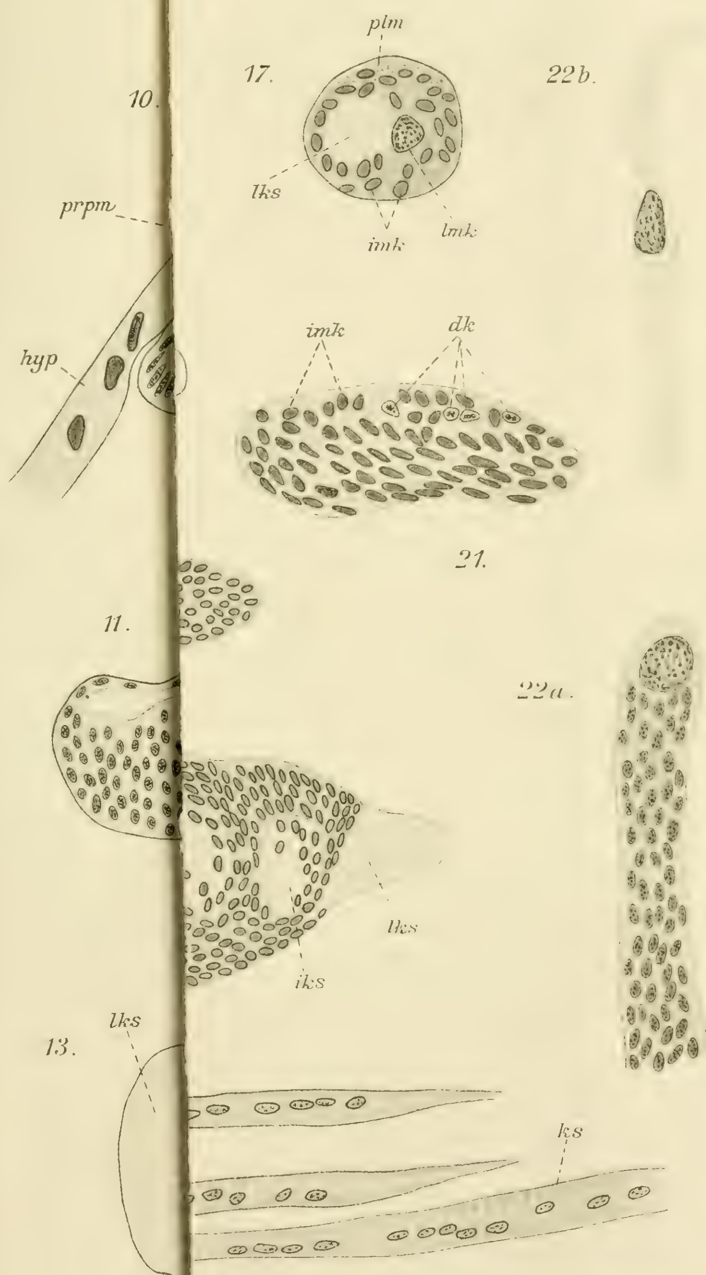


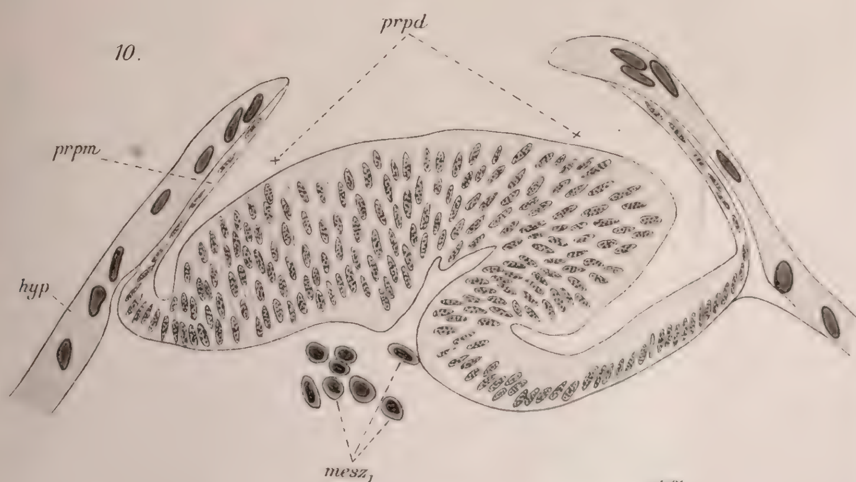


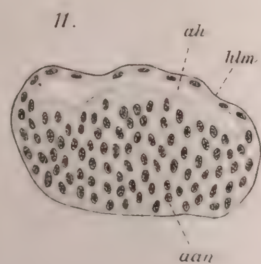


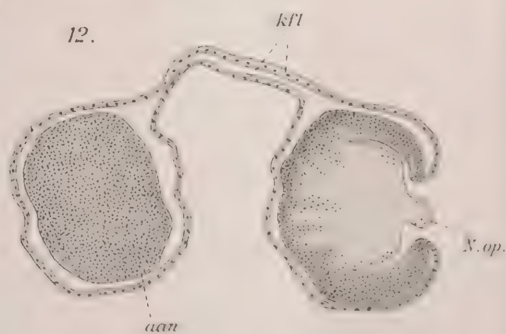


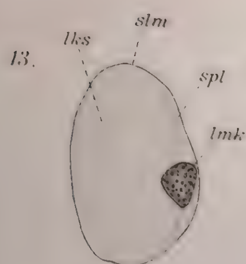
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

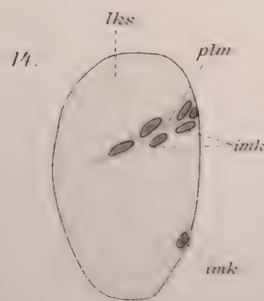

10.
prpm
hyp
11.
13.
lks
17.
plm
lks
imk
lmk
22b.
imk
dk
21.
22a.
lks
iks
ks

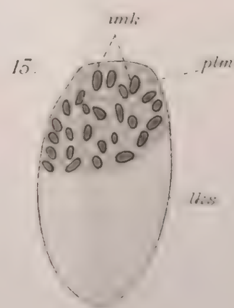

10.
prpd
prpm
hyp
mesz1

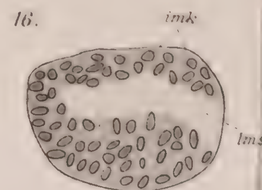

11.
ah
hlm
aan

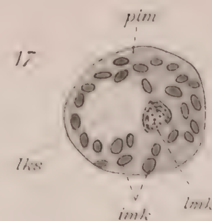

12.
kfl
N. op.
aan


13.
lks
slm
spl
lmk

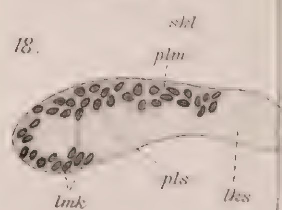

14.
lks
plm
imk
imk


15.
imk
plm
lks

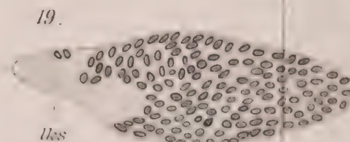

16.
imk
lms
skl

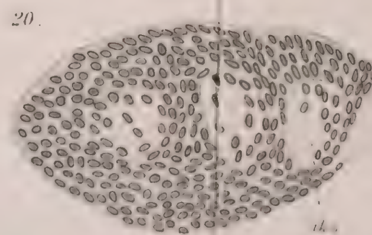

17.
plm
lks
imk
lmk

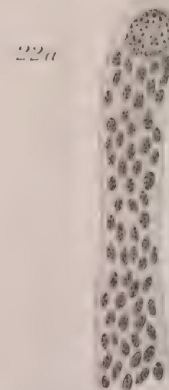

22 b.

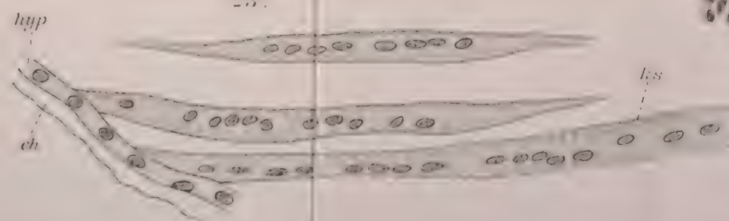

18.
plm
lmk
pls
lks

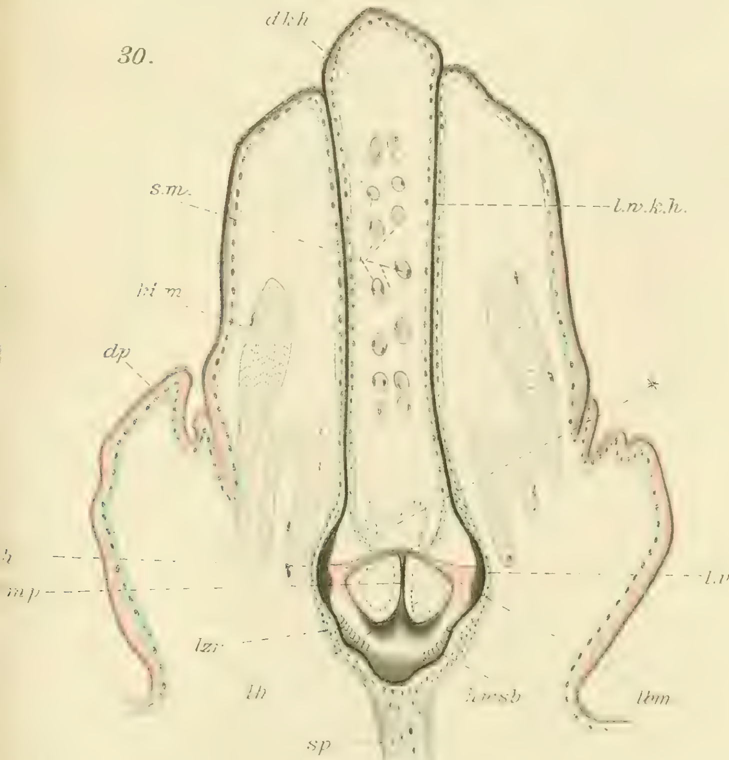

imk
dk

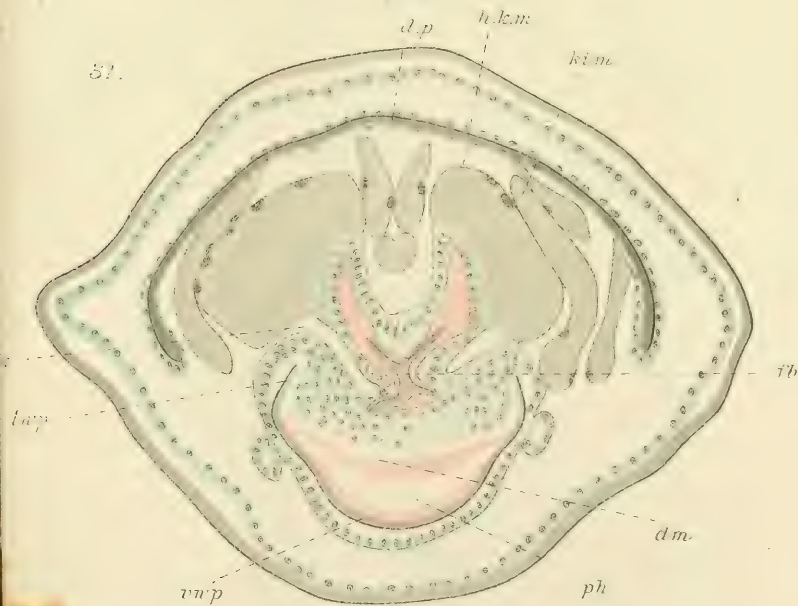

19.
lks
21.


20.
lks

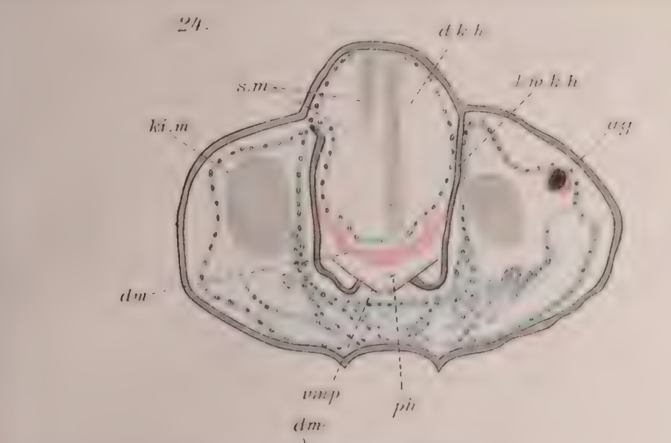

22 a


23.
hyp
ch
lks

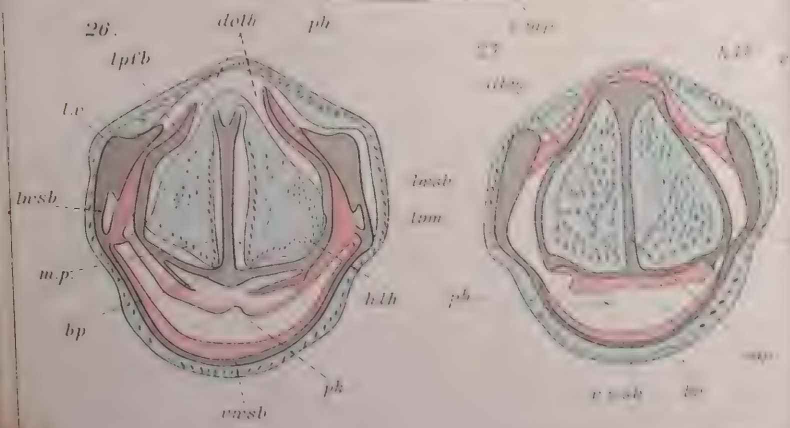


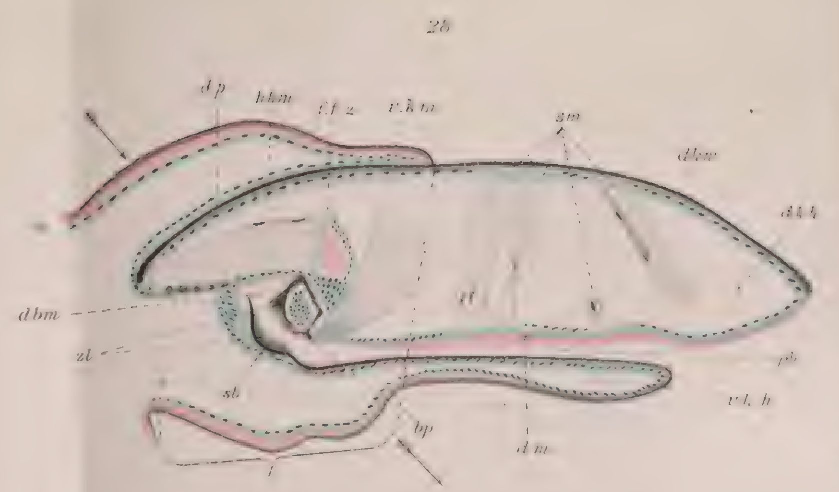


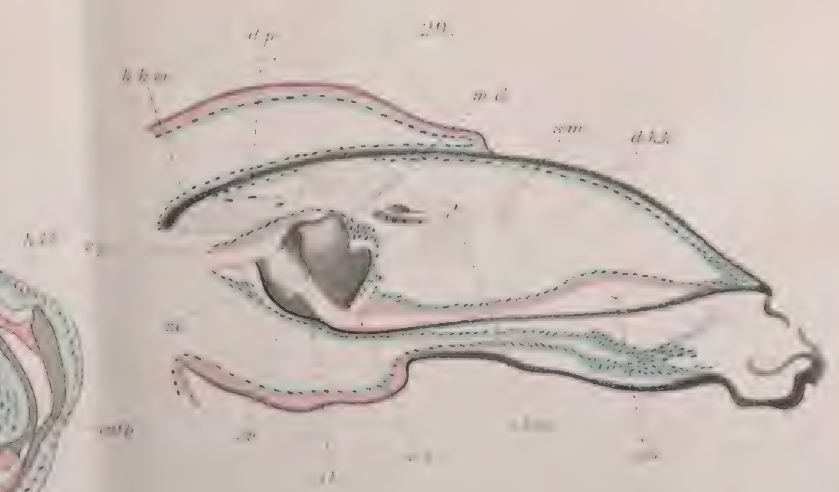
P. Weise, Lith., Jena.


24.
d k h
s.m
l.w k h
ki.m
ag
dm
vmp
ph


dm
25
s m
ki m
ph


26.
doth
lpfb
l.v
lwsb
m.p
bp
pk
vwsb
hlh
lam
27


28
d p
hkm
v.k m
s m
dbm
zl
sb
bp
d m


29
d p
h k m
s m
d.k.h


30



Fig. 1.

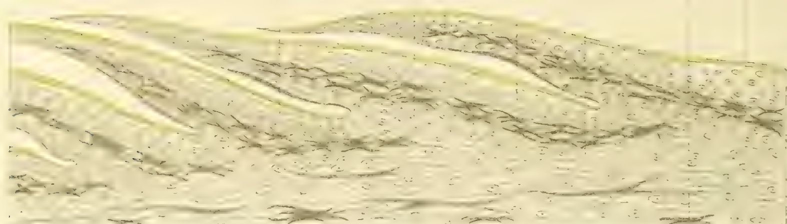


Fig. 2.

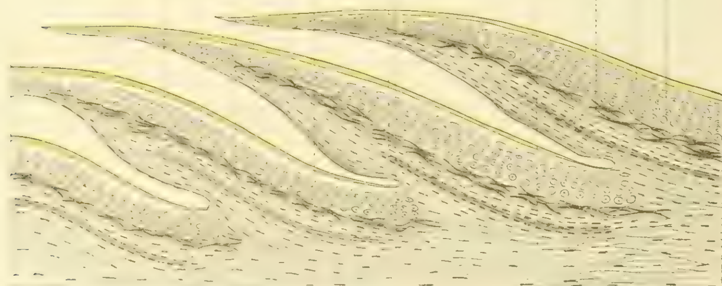
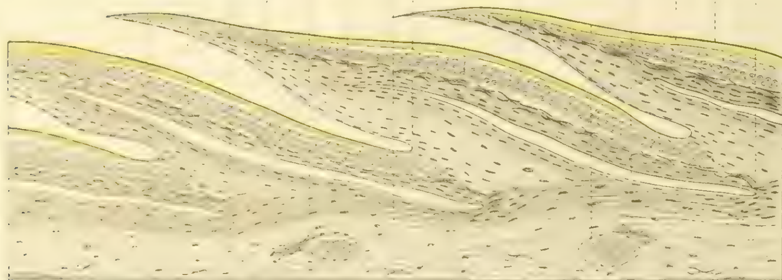


Fig. 3



Verlag von Gus

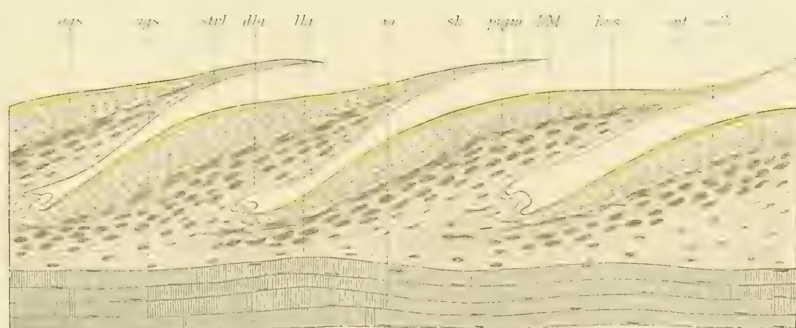


Fig. 4.

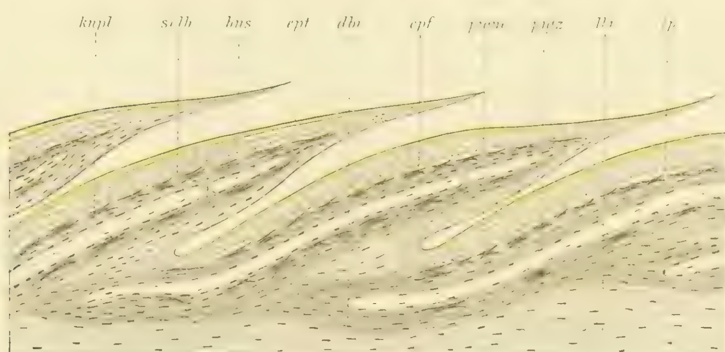


Fig. 5.

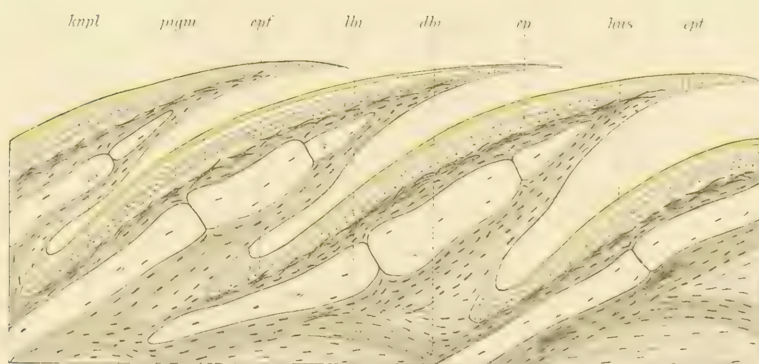


Fig. 6.

ner in Jena

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

Fig. 1.

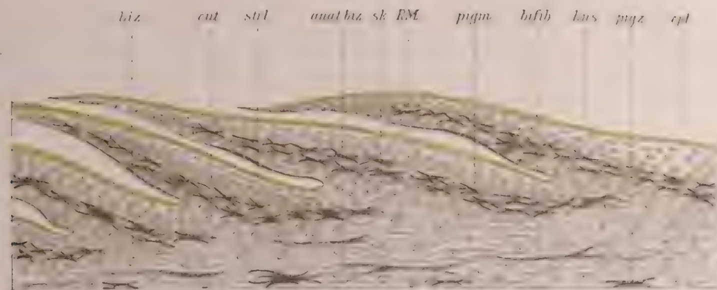


Fig. 4.

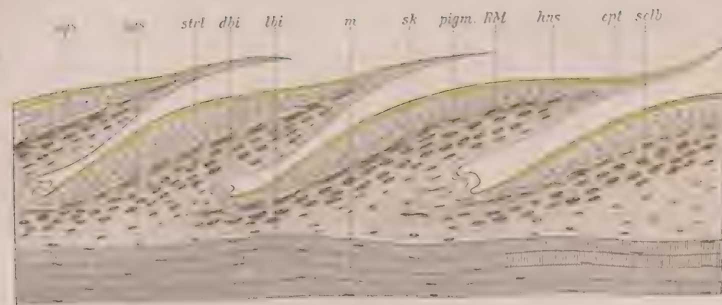


Fig. 2.

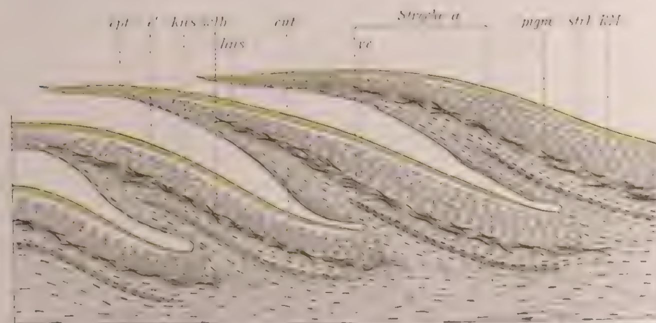


Fig. 5.

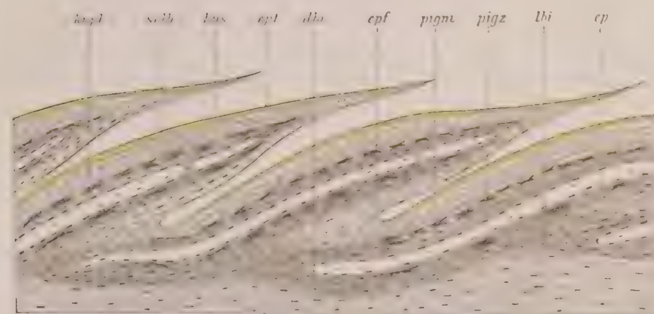


Fig. 3.

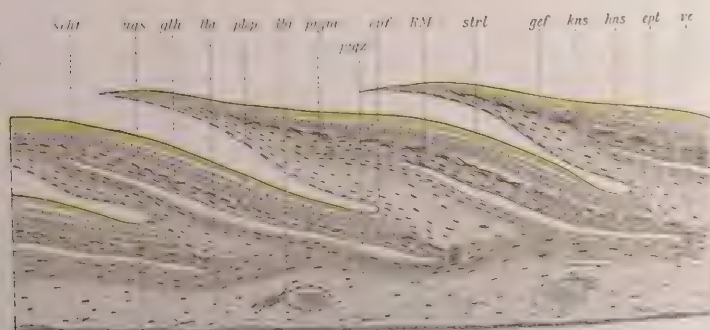
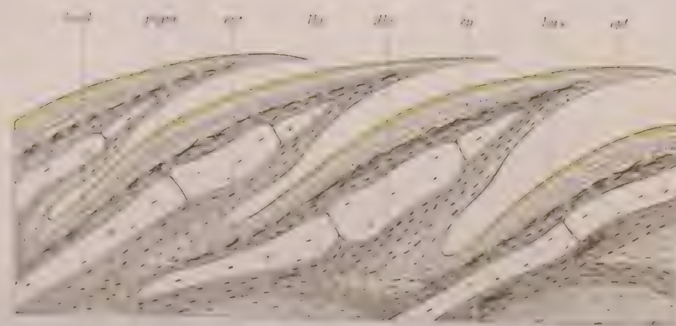
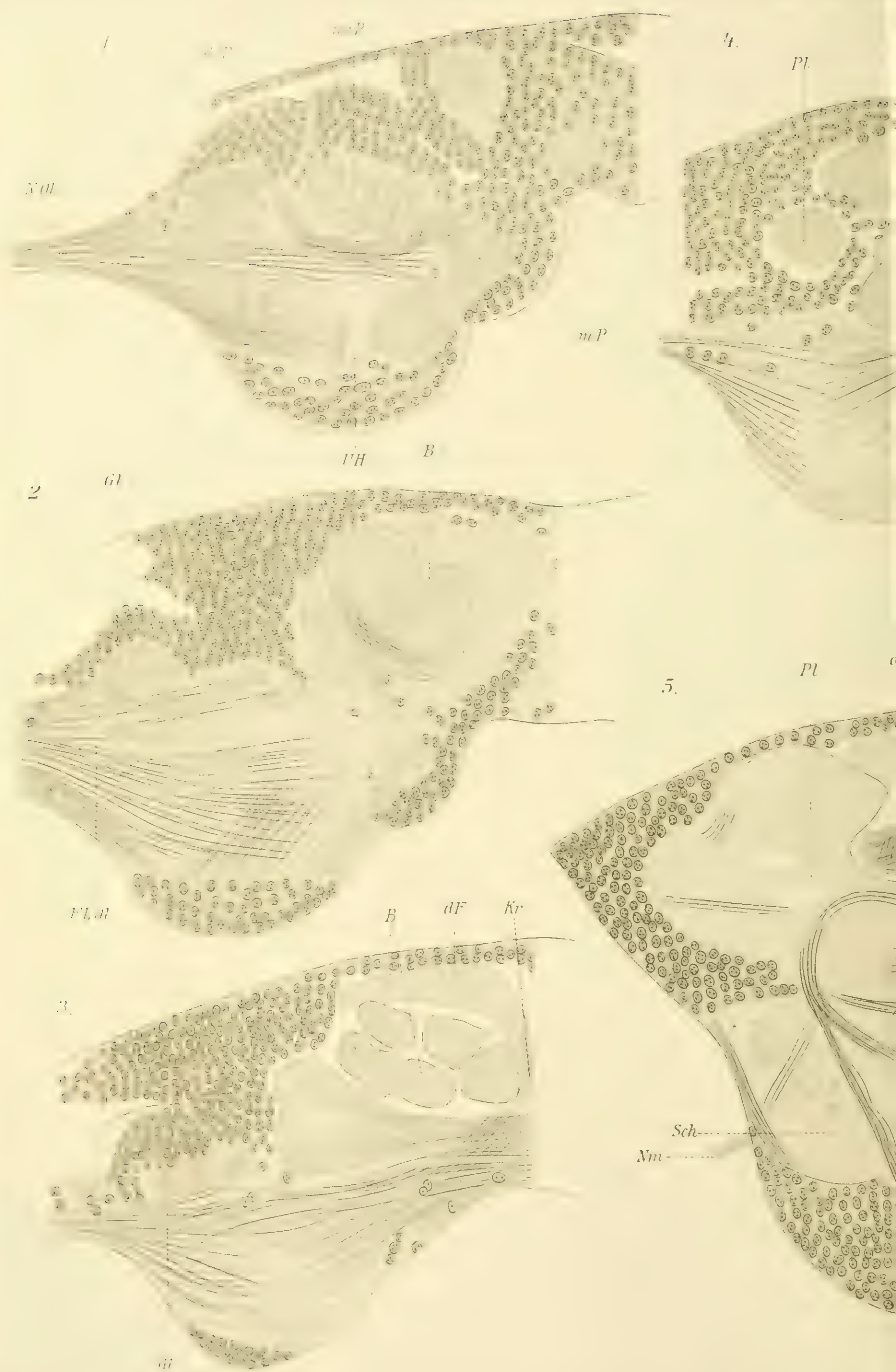
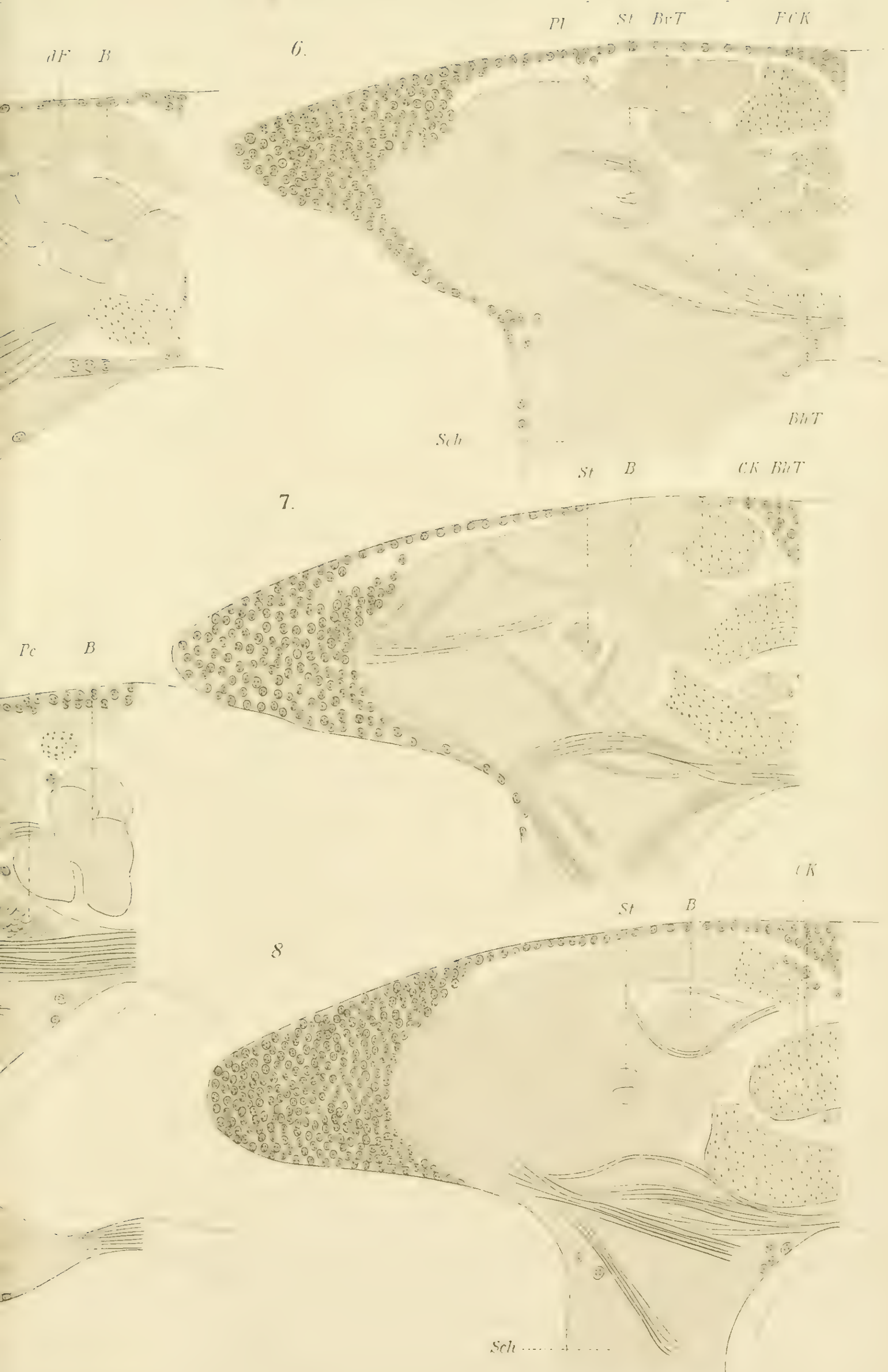


Fig. 6.



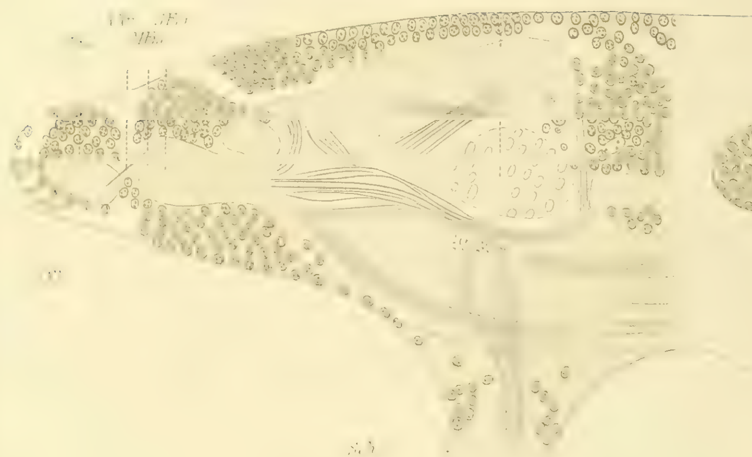
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

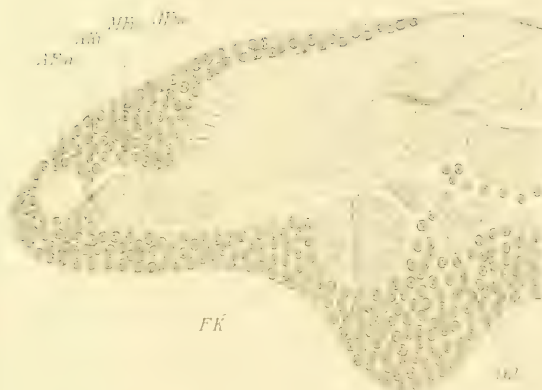

1.
mP
NO
mP
VH
B
2
Gl
4.
Pl
5.
Pl
FL.II
B
dF
Kr
3.
Sch
Nm

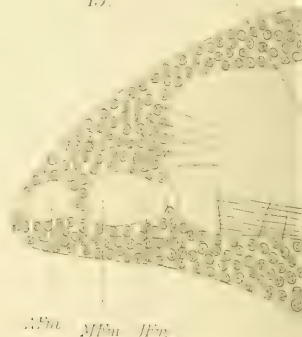


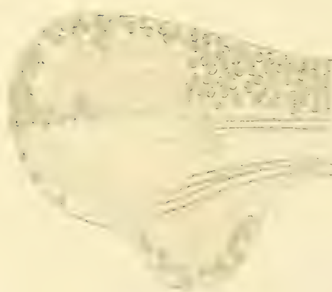
...cher in Jena.
Lith. Anst v. Johannes Arndt, Jena.

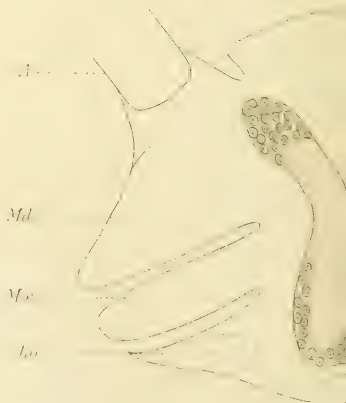



9.
FK
10.


12
FK


13.
MFn




15.
Md



ischer in Jena.
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena



Fig. 1.
70 x vgr.



120 x vgr.

Fig. 3.



sch et Reinecke del.

Verlag von Gustav

Fig. 4.

Fig. 2.
55 × vgr

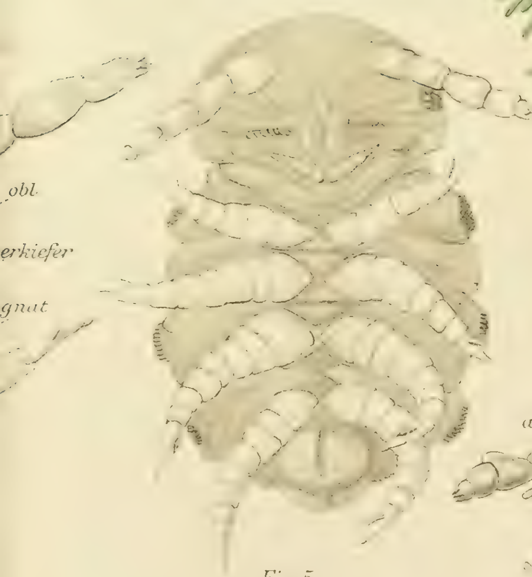


Fig. 5.



Fig. 6a.

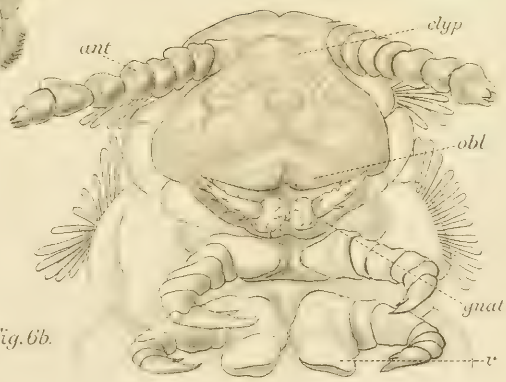
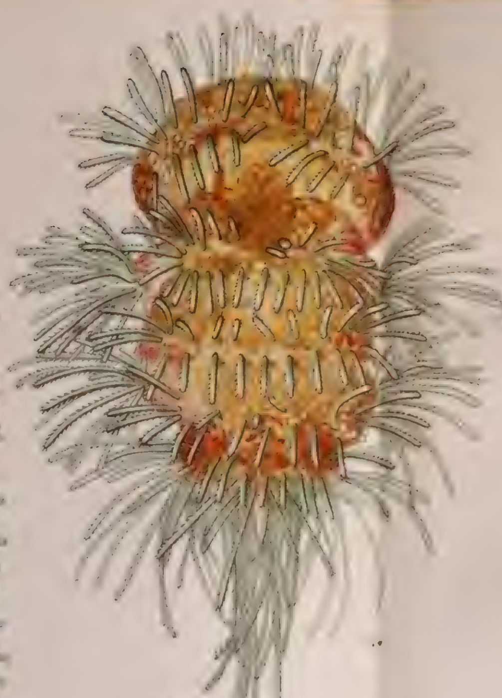


Fig. 6b.

er in Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena


Fig. 1.
70 x vgr.


120 x vgr.
Fig. 3.

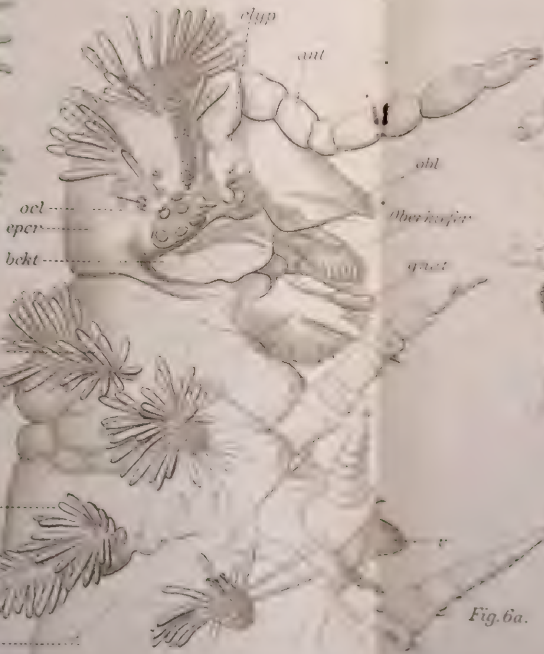


Fig. 6a.

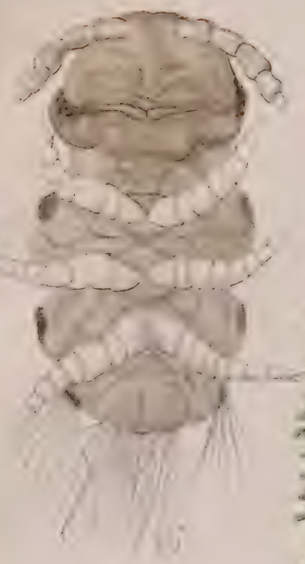

Fig. 4.


Fig. 5


Fig. 2.
35 x vgr.

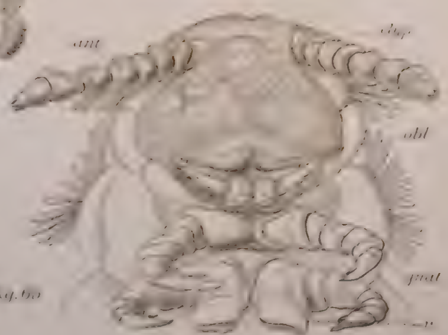


Fig. 6b

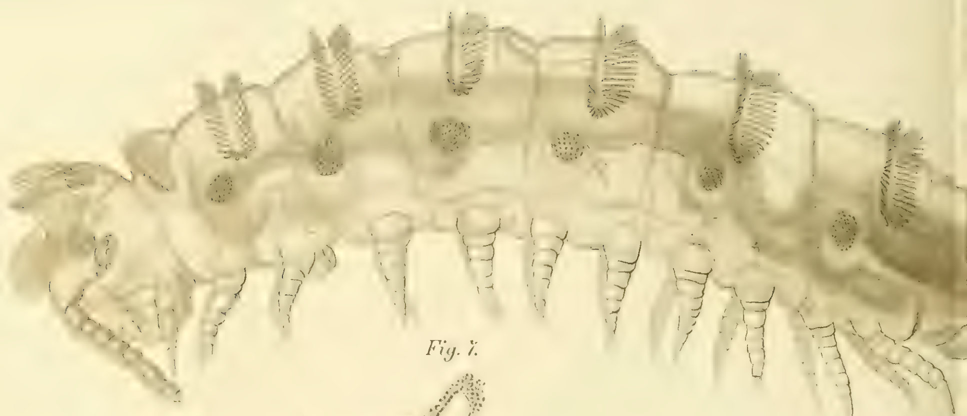


Fig. 7.

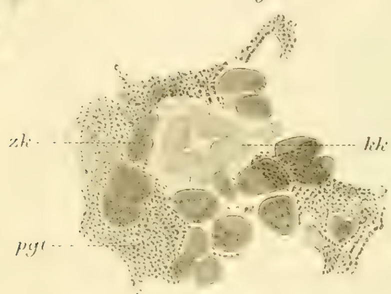


Fig. 10.

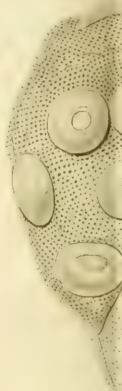


Fig. 8.



Fig. 11.

iltsch et Reinecke del.

Verlag von Gusta



Fig. 13.



Fig. 12.



Fig. 9.

ner in Jena.

Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena.


Fig. 7.

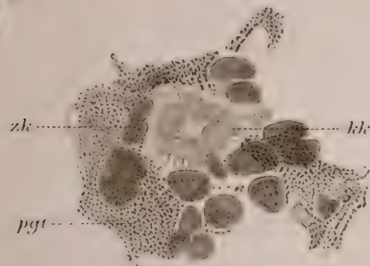
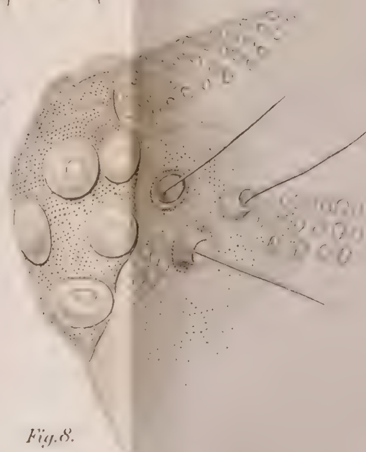


Fig. 10.


Fig. 8.

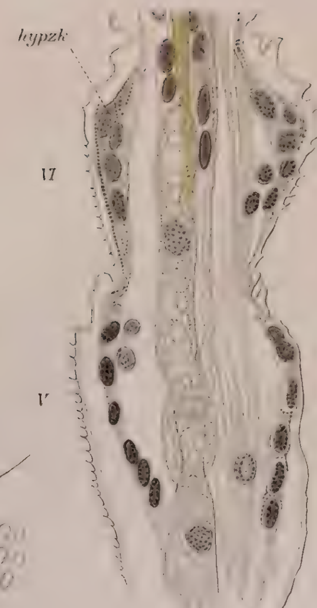


Fig. 13.



Fig. 12.



Fig. 11.



Fig. 9.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

dgf

md

mus

sia

sip

bm

Fig. 18.





Fig. 15.



Fig. 14.



Fig. 18.

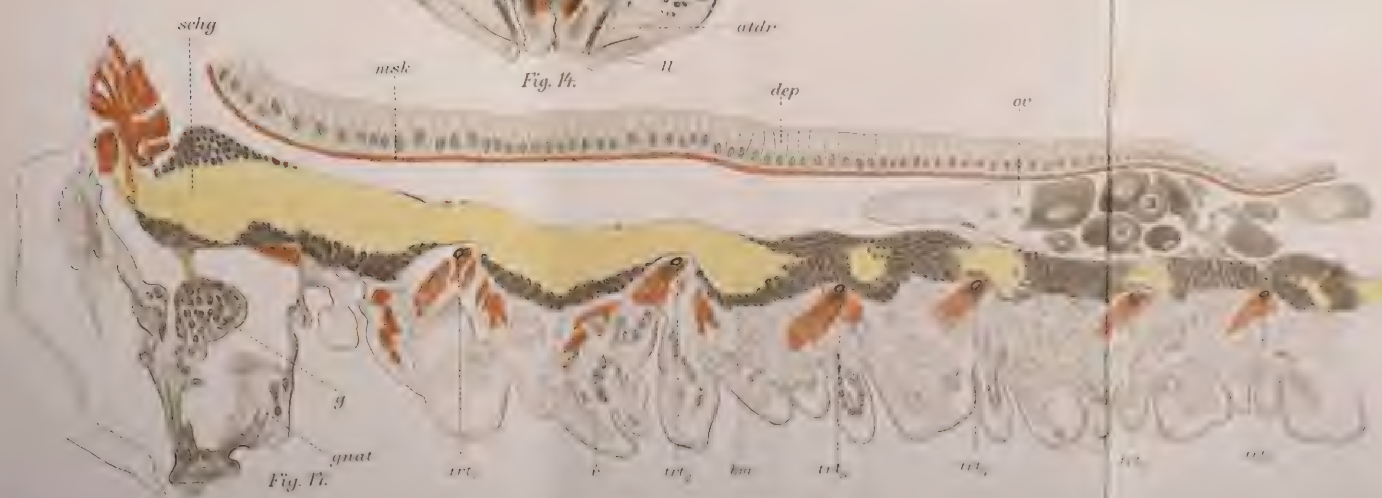


Fig. 17.

Ovarium

o

mgf

ed

fk

mus

zk

Fig. 16.



Fig. 19.

Giltsch et Reinecke del.

Verlag von Gust



Fig. 21.



Fig. 20.

scher in Jena.
Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

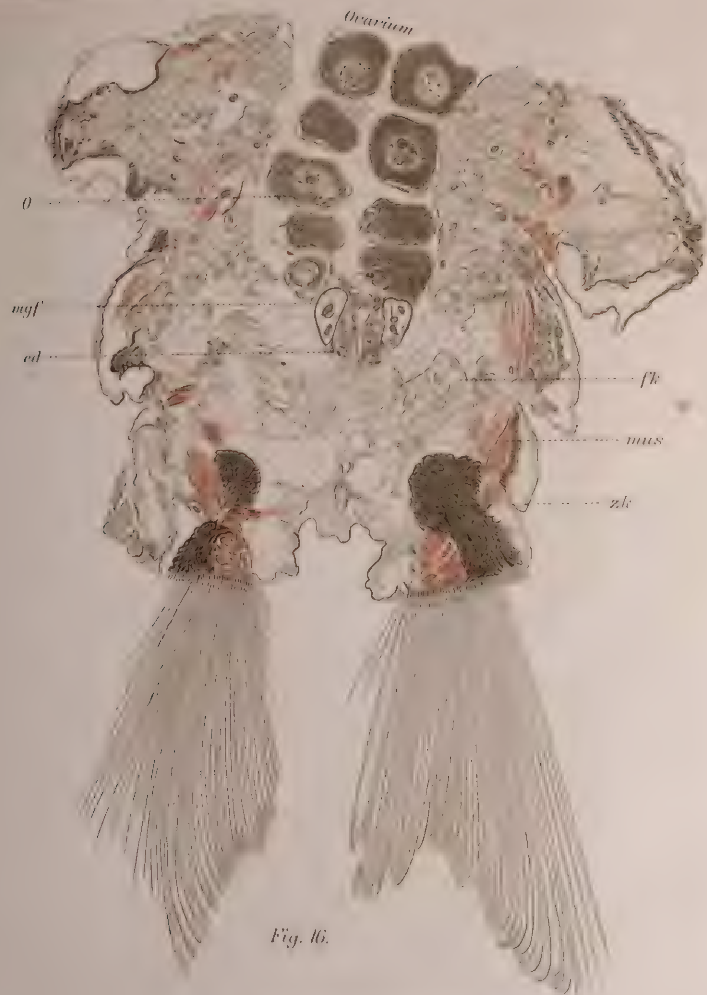


Fig. 16.

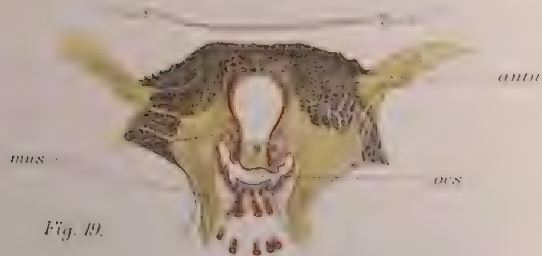


Fig. 19.



Fig. 21.



Fig. 20.





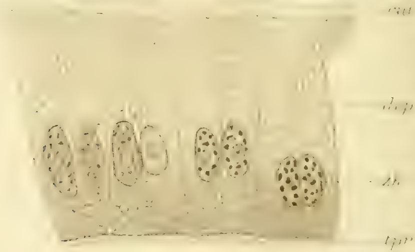


Fig. 22.





Fig. 25.



Lith.Anst.v.K.Wesser,Jena



Fig. 24.

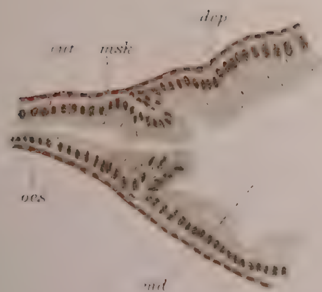


Fig. 22.

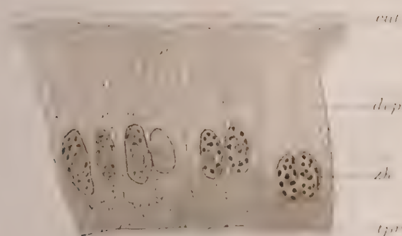


Fig. 23.



Fig. 25.



Fig. 29.
Fig. 26.



Fig. 27.



Fig. 28.



Fig. 30.



Fig. 31.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.



SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01355 6089